

Pr 3835

Décembre 1989
Trimestriel

fascicule

4

BULLETIN

D'ÉCOLOGIE

Tome

20

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1988 :

Président : P. OZENDA, Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402, Saint-Martin-d'Hères Cédex.

Vice-Présidents : F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cédex.

G. BELLAN, Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batterie des Lions, Marseille.

Présidents honoraires : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE-DEBOUTEVILLE, P. PESSON, G. RICOÛ, M. LAMOTTE.

Secrétaire Général : P. BLANDIN, Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

Secrétaire Générale adjoint : Mme C. JEANSON, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Trésorier : F. de BEAUFORT, Secrétariat Faune-Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05.

Trésorier adjoint : H. MAURIN, même adresse.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Général

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Conseil pour l'année 1988 :

BARBAULT, R., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

de BEAUFORT, F. (adresse ci-dessus).

BELLAN, G. (adresse ci-dessus).

BLANDIN, P. (adresse ci-dessus).

BOURNAUD, M., Département de Biologie Animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cédex.

CANÇELA DA FONSECA, J., Laboratoire de Biologie végétale et d'Écologie forestière, route de la Tour Dénécourt, 77300 Fontainebleau.

CARBIENER, R., Botanique et Cryptogamie, UER des Sciences Pharmaceutiques, Université Louis Pasteur, B.P. 10, 67048 Strasbourg Cédex.

CORRE, J.J., Laboratoire de Systématique et de Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cédex.

DELPECH, R., 1, rue Henriette, 92140 Clamart.

ELKAÏM, B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

EUZET, L., Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex.

GIRARD, C., Botanique - Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval-Grignon.

GRENOT, C., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

JEANSON, C., (adresse ci-dessus).

LAGUATERIE, P., Délégation Régionale à l'Architecture et à l'Environnement de Haute-Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen.

LEVIEUX, J., Station de Zoologie Forestière de l'INRA, Ardon, 45160 Olivet.

MAURIN, H., (adresse ci-dessus).

MULLER, S., Botanique et Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 16, rue Claude Bernard, 75230 Paris Cédex 05.

OZENDA, P. (adresse ci-dessus).

PAUTOU, G., Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble B.P. 68, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cédex.

PERTHUISOT, J.P., Laboratoire de Biogéologie et de Biostratigraphie ; Institut des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes.

RAMADE, F. (adresse ci-dessus).

RAPP, M., CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cédex.

TESTARD, P., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

TOUFFET, J., Laboratoire d'Écologie Végétale, Complexe Scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cédex.

TREHEN, P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

43835

Décembre 1989
Trimestriel

fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ d'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

C/O Secrétariat «Faune Flore»

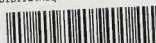
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05

Tél. 336.54.32



Tome 20

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00041550 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 20 — N° 4 — Décembre —

SOMMAIRE

L. EUZET. — Écologie et parasitisme.....	277
O. BAIN, G. PETIT. — Écologie de la transmission des filaires. Analyse expérimentale des rapports parasites-vecteurs.....	281
C. TIRARD, A. RAIBAUT. — Quelques aspects de l'écologie de <i>Lernaecocera lusci</i> (Bassett-Smith, 1896), Copépode parasite de poissons Merlucciidae et Gadidae.....	289
B. PESSON, R. CARBIENER. — Écologie de l'échinococcose alvéolaire en Alsace : le parasitisme du renard roux (<i>Vulpes vulpes</i> L.).....	295
P. BARTOLI. — Stratégies de rencontre hôtes-parasites en milieu aquatique : l'exemple des Trématodes digénétiques marins.....	303
J.C. QUENTIN. — Prévalence des Helminthes de Rongeurs Myomorphes d'Afrique Centrale. Relations entre l'écologie et l'éthologie de ces Rongeurs et leurs peuplements parasitaires.....	311
Résumés de thèses.....	325
Analyses d'ouvrages.....	329

CONTENTS

L. EUZET. — Ecology and parasitism.....	277
O. BAIN, G. PETIT. — Ecology of filarial transmission. Experimental analysis of the parasite-vector relationships.....	281
C. TIRARD, A. RAIBAUD. — Some ecological aspects of <i>Lernaecocera lusci</i> (Bassett-Smith, 1896), parasitic copepod of fishes belonging to Merlucciidae and Gadidae.....	289
B. PESSON, R. CARBIENER. — Ecology of human alveolar echinococcosis in Alsace.....	295
P. BARTOLI. — Host-parasites meeting strategies in the aquatic medium. The case of the marine digenetic Trematodes.....	303
J.C. QUENTIN. — Prevalence of Helminths parasites of Myomorph Rodents in Central Africa. Relations between the ecology and the ethology of these Rodents and their Helminth communities.....	311
Summary of thesis.....	325
Book reviews.....	329

ÉCOLOGIE ET PARASITOLOGIE*

par Louis EUZET

Laboratoire de Parasitologie Comparée, UA 698 C.N.R.S. Université de Montpellier II (Sciences et Techniques du Languedoc)
Place E. Bataillon — 34095 MONTPELLIER Cedex 2

Dans l'étude des interactions complexes organisme-milieu, les écologistes semblent avoir quelques difficultés à situer le **parasitisme**. Certains ouvrages n'y font qu'une allusion des plus discrète. On peut le comprendre, il paraît en effet évident que les êtres vivants peuvent vivre sans parasites (bien que le maintien de l'individu en axénie ne soit possible qu'avec l'appui de prouesses techniques). Par ailleurs, dans le système hôte-parasite, d'une part, les réactions de l'hôte, si elles ne parviennent pas à éliminer le parasite doivent le contenir à un niveau supportable, et d'autre part, l'action du parasite ne devrait pas entraîner la mort de son hôte. Le parasitisme peut ainsi passer inaperçu.

Les écologistes ne paraissent sensibles au fait parasitaire que dans les cas où le parasite détruit son hôte ou est responsable d'une forte déviation éthologique ou biologique (castration par exemple) ayant un effet direct sur la population hôte. Il en résulte que les exemples cités dans les ouvrages d'écologie se rapportent le plus souvent à l'action de **parasitoïdes** qui, comme les insectes entomophages, tuent leur hôte mais plus lentement qu'un prédateur ne le fait de sa proie.

Dans cette vision des rapports organismes milieu on oublie qu'au moins la moitié des espèces animales connues sont des parasites et qu'il existe plus de parasites de Vertébrés que d'espèces de Vertébrés (et cela sans prendre en compte les microorganismes comme les virus et les bactéries).

Pour quelles raisons trouve-t-on si peu d'ouvrages consacrés à l'écologie des parasites alors qu'il existe de nombreux textes et des revues d'écologie générale et d'écologie animale ?

Les quelques essais d'écologie parasitaire font apparaître deux types de difficultés :

— le manque d'exemples — Les parasites n'ont été étudiés sous l'angle écologique des rapports organisme-milieu que depuis une vingtaine d'années ;

— l'originalité du parasitisme. Tous les problèmes dits « classiques » en écologie doivent être abordés d'une manière particulière en parasitologie.

En écologie générale on évoque très rarement le fait que, dans la biosphère, il existe à côté des grands milieux aquatiques et terrestres un troisième milieu, tout aussi important, le **milieu vivant**. On qualifie les êtres comme aquatiques ou

terrestres d'après le milieu où ils vivent. De la même manière, on peut définir les parasites comme les organismes occupant et exploitant le milieu vivant.

Si dans l'étude écologique d'une espèce animale ou végétale on peut « oublier » les parasites, en écologie parasitaire il est impossible de faire abstraction de l'hôte et de son environnement.

Or le milieu hôte, milieu vivant, est très particulier. C'est un milieu **discontinu**, chaque individu hôte en représente une partie parfois infime ; c'est un milieu **mortel** les individus hôtes devant inéluctablement disparaître ; c'est un milieu **actif** l'individu hôte reconnaît une présence étrangère en son sein et réagit pour tenter de l'éliminer.

Le parasite doit donc posséder dans son cycle un stade capable de quitter un individu hôte pour atteindre et se développer dans un autre individu hôte. Ce stade, représenté par la forme de dispersion, doit donc obligatoirement circuler dans le milieu extérieur qui est celui aquatique ou terrestre où vit l'espèce hôte.

Ainsi, le cycle biologique d'un parasite va être dominé par une alternance, plus ou moins marquée, entre deux milieux très différents, le **milieu vivant** pendant la phase parasite, le **milieu extérieur** (aquatique ou terrestre) pour la phase de dispersion, à l'issue de laquelle le parasite atteindra un nouvel individu hôte.

On pourrait ainsi comparer les parasites à tous les organismes qui au cours de leur cycle doivent changer de milieu. Pour une espèce d'Odonate, par exemple, on sépare l'écologie des larves dans l'environnement aquatique et l'écologie des adultes ailés dans le milieu terrestre. En étudiant les deux compartiments et en juxtaposant les résultats on peut avoir une idée de l'écologie de cet Odonate.

Cependant les comparaisons ne peuvent être que partielles, les problèmes étant toujours plus compliqués avec les espèces parasites. Nous avons souligné l'alternance obligatoire de milieu, on doit donc tenir compte du milieu vivant (l'hôte), de l'environnement extérieur où se trouve ce milieu vivant, mais aussi de leurs rapports.

Dans les relations hôtes-parasites-milieu vont entrer en jeu :

- la durée des diverses phases, en particulier celle de la vie parasitaire ;
- la localisation du parasite chez l'hôte ;
- la complication du cycle biologique.

* Conférence inaugurale prononcée lors du Colloque Ecologie et Parasitisme organisé par la Société d'Ecologie.



DURÉE DE LA PHASE PARASITAIRE

On nomme parasites **temporaires** ceux dont le temps d'occupation du milieu vivant se limite au contact avec l'hôte lors de la prise de nourriture. C'est le cas de la majorité des ectoparasites hématophages (Sangsues, Tiques, Insectes). La biologie de ces animaux peut être comparée à celle d'un prédateur libre, cependant sans mort de la proie. Comme pour un prédateur le développement de ces parasites exige la consommation de plus d'une proie ; cela se traduit par plusieurs repas sanguins chez des individus hôtes différents. L'originalité de ces parasites reste l'étonnante spécialisation de leur nourriture.

De cette nécessité de plusieurs repas sanguins découle d'ailleurs le rôle et l'importance de ces ectoparasites hématophages comme vecteurs de plusieurs endoparasites.

On a montré qu'une sangsue *Hemiclepsis marginata* (Müller, 1774) était responsable de la transmission de *Trypanosoma granulosum* Brumpt, 1906 chez *Anguilla anguilla* (L., 1758). Les Anophèles sont les vecteurs de plusieurs espèces de *Plasmodium* Marchiafava et Celi, 1885 ; on connaît le rôle des Tabanides du genre *Chrysops* Meigen, 1920 dans la transmission de la filaire *Loa loa* (Guyot, 1778).

Certains parasites occupent le milieu vivant pendant toute une période (larvaire ou adulte) de leur vie. On qualifie ces parasites de **périodiques**. Beaucoup d'Hyménoptères et de Diptères entomophages sont pendant leur phase larvaire des endoparasites d'Insectes (parasitisme protéin). Les adultes sont libres et la reproduction se réalise dans le milieu extérieur. La biologie de ces endoparasites pourrait être comparée à celle d'un Insecte à larve aquatique carnivore (une libellule par exemple). Par contre, pour d'autres ectoparasites périodiques (puces par exemple), qui sont à l'état adulte parasites de Vertébrés la reproduction se fait sur l'hôte.

Si un parasite occupe le milieu vivant pendant la plus grande partie de sa vie on parlera de parasitisme **permanent**.

Mais ces notions, si elles répondent à une nécessité de sériation, sont très souvent subjectives et les limites entre les catégories sont parfois difficiles à tracer.

LOCALISATION DU PARASITE CHEZ L'HÔTE

Parmi les parasites périodiques ou permanents on peut distinguer selon leur situation chez l'hôte, trois types de parasites.

□ Les ectoparasites

Ils sont sur le corps de l'hôte, donc en contact direct avec le milieu extérieur. Les formes de dispersion destinées à atteindre un nouvel hôte sont émises dans ce milieu extérieur. Elles ne changent donc pas de milieu.

□ Les mésoparasites

Nous plaçons dans ce type les parasites qui sont dans l'hôte mais dans une cavité ayant une ouverture naturelle sur le milieu extérieur (les parasites intestinaux, par exemple). Les formes de dispersion peuvent facilement quitter l'hôte mais elles changent de milieu. On pourrait avancer que ces portions du milieu-hôte n'appartiennent pas vraiment à l'hôte.

Topographiquement, le tube digestif ne représenterait qu'une partie du milieu extérieur, modifié par l'hôte. Il serait comparable à une partie souterraine dans le cours d'une rivière. Mais l'hôte agissant de manière continue sur cette portion du milieu, les différences sont très importantes. Lorsque le parasite passe du milieu-hôte au milieu extérieur, il y a bien changement de milieu.

□ Les endoparasites

Ils sont entièrement enfermés dans l'hôte — par exemple les *Schistosoma* Weinland, 1858 dans le système sanguin. Pour entrer et sortir de l'hôte il y a obligatoirement une effraction d'une paroi du corps. Le passage hors de l'hôte implique un changement de milieu.

CYCLE BIOLOGIQUE

Le troisième critère entrant en jeu est le cycle biologique qui se déroule de façon très variée. Le nombre de compartiments initialement de deux, (milieu hôte et milieu extérieur) va augmenter jusqu'à cinq (et même plus) dans le cycle de certains Digenea avec dans chaque compartiment un milieu particulier, donc une écologie différente.

Dans le cas des ectoparasites lors de la dispersion, il n'y a pas, nous l'avons souligné, de véritable changement de milieu. Ces parasites ont un cycle direct (holoxène) à deux compartiments. Les exceptions sont très rares. La contribution de M. Raibaut dans ce volume nous en apportera la preuve. L'infestation de l'hôte est active, elle est le fait de la forme de dispersion libre et mobile (oncomiracidium des Monogenea ou copépode des Copépodes parasites branchiaux de poissons, par exemple).

Dans le cas des mésoparasites, les formes de dispersion changent de milieu puisqu'elles quittent le milieu dominé par le vivant pour passer dans le milieu extérieur. Dans cet environnement différent, les stades de dispersion doivent être protégés. Les parasites ont réalisé cette protection de deux manières : soit ils s'enferment dans des enveloppes résistantes, soit ils atteignent et s'isolent dans un autre milieu vivant.

Le kyste de résistance représente la forme de dispersion chez la majorité des Protozoaires mésoparasites. Pour quelques métazoaires c'est l'oeuf qui représente cette forme protégée. Dans les deux cas, le cycle est direct, du type holoxène.

Lorsque les formes de dispersion parviennent et s'installent dans un milieu vivant, elles vont, dans cet hôte intermédiaire, poursuivre leur développement jusqu'au stade infestant. On a alors un cycle hétéroène à trois compartiments : le mésoparasite adulte dans l'hôte définitif, la forme de dispersion dans le milieu extérieur, le stade infestant dans l'hôte intermédiaire. Le parasite sous cette forme infestante parvient à l'hôte définitif lors de la consommation de l'hôte intermédiaire. Le cycle de la majorité des Cestodes Cyclophyllidae répond à ce type.

Dans ces cycles l'infestation de l'hôte définitif est passive, elle résulte de l'ingestion, soit des formes protégées (cycle holoxène), soit des formes infestantes associées aux hôtes intermédiaires (cycle hétéroène). Les hôtes intermédiaires font partie d'une chaîne alimentaire de l'hôte définitif.

Malgré un cycle biologique particulier on peut situer dans cette catégorie les Trématodes mésoparasites. Cependant le cycle hétéroène des Digenea est caractérisé par la présence de deux phases de dispersion libres dans le milieu extérieur,

l'une (oeuf, miracidium) après la reproduction sexuée chez l'hôte définitif, l'autre (cercaire) après la multiplication asexuée chez le Mollusque hôte intermédiaire.

Dans le cas des endoparasites l'effraction pour pénétrer ou pour sortir de l'hôte définitif peut être le fait soit du parasite lui-même (cas des *Schistosoma* Weinland, 1858 ou de *Dracunculus* Reichard, 1959), soit d'un vecteur ectoparasite temporaire hématophage. Dans ce cas, l'ingestion résulte de l'inoculation du parasite par le vecteur, celui-ci s'étant infesté par ingestion du parasite lors d'un repas précédent pris chez un hôte définitif parasité. Le passage dans le milieu extérieur peut alors être absent (cas de *Trypanosoma brucei* Pilmer et Bradford, 1899 ou de *Plasmodium vivax* Grassi et Feletti, 1890) ou être extrêmement réduit (cas de *Trypanosoma cruzi* Chagas, 1909 ou de certaines filaires). On aboutit ainsi à un cycle à deux compartiments mais les deux se situent dans le milieu vivant. La dispersion du parasite est alors réalisée par le vecteur (on parle de dispersion portée).

Lorsque l'on fait le bilan de toutes ces différences dans le mode de vie des parasites, on comprend la rareté des ouvrages synthétiques d'écologie parasitaire.

A ces difficultés, on peut en ajouter deux autres au niveau méthodologique.

Si nous voulons connaître le nombre de parasites et leur localisation précise chez un hôte, il faut pratiquer une dissection donc tuer l'hôte et par conséquent détruire le biotope. On peut voir là une des raisons, peut-être la principale, qui empêche d'étudier et de connaître l'écologie des parasites des grands Mammifères.

Certes, on peut avoir recours à des moyens détournés comme l'analyse des selles pour les mésoparasites ou la réponse immunitaire pour les endoparasites. Les renseignements obtenus sont le plus souvent qualitatifs (présence, absence), rarement quantitatifs.

La deuxième difficulté réside dans le fait que, pour étudier la dynamique d'une population parasitaire, le compartiment hôte peut être envisagé à trois niveaux :

- le niveau espèce-hôte,
- le niveau population-hôte,
- le niveau individu-hôte.

Jusqu'à ces dernières années c'est l'espèce parasite qui a retenu l'attention, on s'est intéressé à la taxonomie, à la spécificité, au cycle biologique.

Les données quantitatives sur la dynamique des populations parasitaires restent rares. Elles portent surtout sur les infrapopulations chez un individu-hôte. C'est ainsi qu'ont été étudiées des questions intéressant l'écologie générale et qui paraissent difficiles à aborder dans les biocénoses aquatiques ou terrestres. En parasitologie, il existe en effet des travaux sur la localisation d'un parasite chez un hôte, sur les phénomènes de compétition inter et intraspécifique dans un organe, et sur les mécanismes de régulation des populations.

L'extrapolation directe de ces résultats aux animaux libres paraît cependant difficile. Un parasite permanent ayant en quantité et de manière continue tout ce dont il a besoin, comment lui appliquer les règles de ressource maxima et minima élaborées pour comprendre l'écologie des prédateurs ?

En contre partie les recherches sur l'écologie des parasites peuvent être facilitées par d'autres caractéristiques du milieu vivant.

Ce milieu discontinu et mortel peut être aussi qualifié de prévisible et de reproductible.

Si, au sein d'une espèce les populations et même les individus présentent une variabilité, les variations restent limitées. Les biotopes formés par les individus ou même les biotopes élémentaires que constituent les organes de ces individus se ressemblent énormément. En outre, comme nous l'avons montré (Silan et Euzet, 1987) pour le biotope branchial de *Dicentrarchus labrax* (L., 1758), les biotopes élémentaires évoluent de manière comparable avec l'âge chez tous les individus.

Le Trématode *Anisocoelium capitellatum* (Rud, 1819) ne se rencontre adulte que dans la vésicule biliaire du Téléostéen *Uranoscopus scaber* (L., 1758). Le parasite peut trouver chez deux *Uranoscopus* de taille sensiblement égale des biotopes élémentaires (vésicule biliaire) presque identiques.

Dans les écosystèmes aquatiques et terrestres on rencontre rarement deux sites présentant exactement les mêmes conditions. Même s'il existait à un moment donné deux biotopes semblables, les facteurs mésologiques se modifiant avec le temps, cette ressemblance va disparaître assez rapidement et ne réapparaîtra probablement jamais.

Chez un parasite hôte, au contraire, du fait de la reproduction, le biotope individu va réapparaître semblable à lui-même à chaque génération.

Pour un parasite le biotope représenté par les enfants n'est pas fondamentalement différent de celui représenté par les parents, bien que l'identité ne soit pas absolue. Il existe une variabilité liée soit à la recombinaison méiotique et à la reproduction sexuée, soit à l'évolution du génome (mutation, sélection...). Pour *Anisocoelium* Lühe, 1900, il y a seulement de légères différences entre la vésicule biliaire d'un parent et celle d'un des individus des générations suivantes.

Enfin, tous les écologistes l'ont souligné, dans un biotope il est excessivement difficile, voire impossible, de déterminer le nombre de variables. Pour le milieu vivant les individus d'une espèce hôte régulent de la même manière, une partie de leurs rapports avec le milieu extérieur, le nombre de variables est peut être plus faible ou les variables ont une amplitude réduite. De plus, certaines doivent varier de façon comparable chez tous les individus d'une même espèce. Cependant le nombre reste encore trop élevé pour que l'on puisse les prendre toutes en compte.

On sait que, malgré une extraordinaire fécondité, un individu parasite ne doit donner à la génération suivante qu'un seul individu. S'il en était autrement, il y aurait très rapidement une inflation de l'infestation, ce qui entraînerait une pathogénicité par accumulation des parasites chez les individus hôtes, cette pathogénicité pouvant aller jusqu'à la mort.

La pression de sélection exercée par le milieu extérieur, mais surtout par le milieu hôte sur le génome du parasite varie avec le mode de parasitisme mais elle est toujours très forte. Il n'est donc pas surprenant d'observer chez les parasites des biologies extraordinaires (Bartoli en donne quelques exemples dans sa contribution à ce volume).

Malgré l'introduction de techniques nouvelles, les études sur l'impact d'un parasite sur le génome d'une espèce hôte sont très rares. Le parasite n'est jamais uniformément et régulièrement réparti. Les prévalences observées montrent qu'en général un parasite ne touche qu'une partie (parfois très faible) d'une population hôte, donc du génome hôte. Les études sur la dynamique des populations parasitaires montrent aussi que la distribution des individus au sein de la population hôte est le plus souvent du type surdispersé. Cette répartition ne représente-t-elle pas une stratégie de la population parasite limitant sa pression sélective à l'échelle de la population hôte ? (seul un nombre réduit de génotype hôte disparaît).

Tous les génotypes hôtes ne paraissent donc pas touchés de la même manière par le parasitisme. Est-ce qu'un parasite peut en éliminant certains individus hôtes, donc certains génotypes, avoir une action sur le génome d'une population et par là d'une espèce ? Cela reste à démontrer.

Mais puisqu'il y a une pression de sélection de l'hôte sur le parasite et du parasite sur l'hôte, on doit se poser la question : est-ce qu'il existe un rapport entre ces deux pressions ? La coévolution est-elle un mythe ou une réalité ?

ÉCOLOGIE DE LA TRANSMISSION DES FILAIRES. ANALYSE EXPÉRIMENTALE DES RAPPORTS PARASITES-VECTEURS

par Odile BAIN et Gilles PETIT*

Laboratoire de Zoologie - Vers associé au CNRS,
Muséum national d'Histoire Naturelle, 61, rue Buffon — 75231 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Moustiques - Simulies - Tiques - Onchocercose - Filaire de Bancroft - Microfilariae - Distribution - Ingestion - Régulations stomacales - Limitation - Facilitation - Séclution - Larves infestantes - Migrations.

KEY-WORDS : Mosquitoes - Simuliids - Ticks - Onchocerciasis - Bancroft filariasis - Microfilariae - Distribution - Ingestion - Stomachal regulations - Limitation - Facilitation - Seclusion - Infective larvae - Migrations.

RÉSUMÉ (Travail original)

Le rôle régulateur du vecteur dans l'écologie des filarioses est complexe : les interactions avec le parasite ont abouti à la mise en place de mécanismes adaptatifs de contrôle, originaux et efficaces, qui agissent à chaque étape du cycle. La traversée de la paroi stomacale est une phase déterminante qui, dans de nombreux cas, assure aux faibles densités microfilariennes un rendement optimum (phénomène de limitation). La rupture de l'équilibre du foyer filarien, en vue d'abaisser le potentiel annuel de transmission (PAT), dépend de ces facteurs.

Pour connaître un foyer filarien, il est primordial d'établir le rapport entre la densité des formes transmissibles présentes chez le malade (les microfilariae) et le nombre de larves infestantes (les stades 3) qui se développent chez le vecteur et pourront être inoculées à de nouveaux sujets.

Les enquêtes sur le terrain apportent une grande richesse de données, mais soulèvent aussi beaucoup de questions qui, pour être bien cernées, nécessitent de véritables expérimentations sur des couples Filaires - vecteurs variés.

Il apparaît que la phase essentielle de la régulation de la transmission des Filaires s'effectue lors de la traversée de la paroi stomacale du vecteur par les microfilariae ; mais il existe aussi d'autres régulations à chaque étape du cycle : l'ingestion du parasite, son développement, son transfert à l'hôte vertébré.

SUMMARY (Original scientific paper)

*Ecology of filarial transmission.
Experimental analysis of the parasite-vector relationships*

The role of the vector in regulating the ecology of filariasis is complex : interactions with the parasite led to the setting up of adaptive mechanisms, which are original and efficient, and control each stage of the cycle. The crossing of the stomach wall is a decisive step and insures an optimum efficiency when densities of microfilariae are low (limitation phenomenon). The breaking up of the equilibrium of a filarial focus, in order to lower the annual transmission potential (ATP) is dependent upon these factors.

I — TRAVERSÉE DE LA PAROI STOMACALE DU VECTEUR PAR LES MICROFILAIRES, PRINCIPALE PHASE DE RÉGULATION DE LA TRANSMISSION

En étudiant la transmission de l'onchocercose, maladie tropicale responsable de cécité, LEWIS (1950) puis DUKE et LEWIS (1964) ont montré l'existence d'une membrane péritrophique chez la simulee vectrice, qui emprisonne la plupart des microfilariae et abaisse ainsi très tôt le parasitisme du vecteur.

En fait, les événements à ce niveau sont plus complexes : dans un foyer de savane soudanienne, le taux de parasitisme du vecteur, *Simulium sirbanum*, mesuré par le nombre de microfilariae arrivées dans l'hémocèle, reste pratiquement le même que les Simulies se soient gorgées sur un malade peu ou très microfilarien. En outre, alors que la membrane péritrophique est en place 1 heure après le repas, l'arrivée des microfilariae dans l'hémocèle s'étale de façon contradictoire sur 12 h. Pour tenter de comprendre cette double énigme, l'analyse a dû être étendue à d'autres couples Filaires-Vecteurs (Tabl. I, figs 1 et 2).

* Conférence prononcée lors du colloque «Écologie et Parasitisme» organisé par la Société d'Écologie les 26 et 27 janvier 1989.

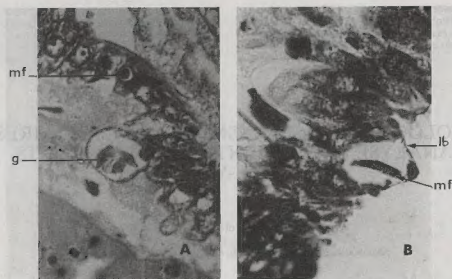


FIG. 1. — Traversée de la paroi stomacale d'*Anopheles stephensi* par les microfilaries de *Foleyella furcata* : les microfilaries (mf) pénètrent dans les cellules digestives, leurs gaines (g) sont abandonnées à ce niveau, ou dans la lumière stomacale (lb : lame basale).

Migration of *Foleyella furcata* microfilariae through the stomach wall of *Anopheles stephensi* : microfilariae (mf) penetrate into the digestive cells ; at this stage, their sheaths (g) are rejected (lb : basal membrane).

TABLEAU I

Régulations de la traversée de la paroi stomacale du vecteur par les microfilaries (Mf) : limitation (I), facilitation (II)

Regulations of the crossing of the vector stomach wall by microfilariae (Mf), limitation (I), facilitation (II)

Filaire	Vecteur	n Mf. ingérées	% Mf. passées	
<i>Setaria labiatopapillosa</i>	<i>Aedes aegypti</i>	1 à 5 16 à 20	52 16	
<i>Wuchereria bancrofti</i>	<i>A. aegypti</i>	1 à 10 41 à 70	58 17	
<i>Skrjabinothylaria skrjabini</i>	<i>A. aegypti</i>	1 à 30 50 à 100	18 4	I
<i>Molinema dessetae</i>	<i>A. aegypti</i>	1 à 10 200 à 250	65 11	
<i>Onchocerca volvulus</i>	<i>Simulium sirbanum</i>	1 à 3 20 à 75	33 5	
<i>W. bancrofti</i>	<i>Anopheles gambiae</i> A	1 à 10 50 à 200	20 52	II

A. RÉGULATIONS STOMACALES ; LE PHÉNOMÈNE DE LIMITATION ; LE PHÉNOMÈNE DE FACILITATION

Les données sont établies en dénombrant les microfilaries ingérées et les microfilaries coelomiques chez les vecteurs disséqués à des temps précis après le repas.

S'il y a parfois proportionnalité entre ces deux variables, comme c'est le cas pour l'onchocercose en forêt transmise par *S. soubrense* (in QUILLÉVÈRE, 1979), le plus souvent est apparue une régulation : soit la limitation - la proportion des microfilaries qui passent dans l'hémocèle diminue quand augmente le nombre de microfilaries ingérées —, soit la facilitation, qui est le phénomène inverse (BAIN, 1971). La limitation a été mise en évidence chez *Simulium sirbanum* et chez *Aedes aegypti* ; la facilitation, chez la Filaire humaine, *Wuchereria bancrofti*, transmise par son vecteur rural en Afrique occidentale, *Anopheles gambiae* A.

B. MÉCANISMES DE CES PHÉNOMÈNES RÉGULATEURS

1. Déroulement de la traversée de la paroi stomacale du vecteur par les microfilaries

ESSLINGER, en 1962, a observé que les microfilaries d'une *Brugia* pénétraient dans les cellules digestives de l'*Anophèle*. Le phénomène paraît général (BAIN et PHILIPPON, 1970) : chez les simuliés et les moustiques, ces pénétrations s'effectuent dans les régions de l'estomac où les cellules sont les moins distendues par le repas de sang, c'est-à-dire principalement la région préproctodéale (même si le

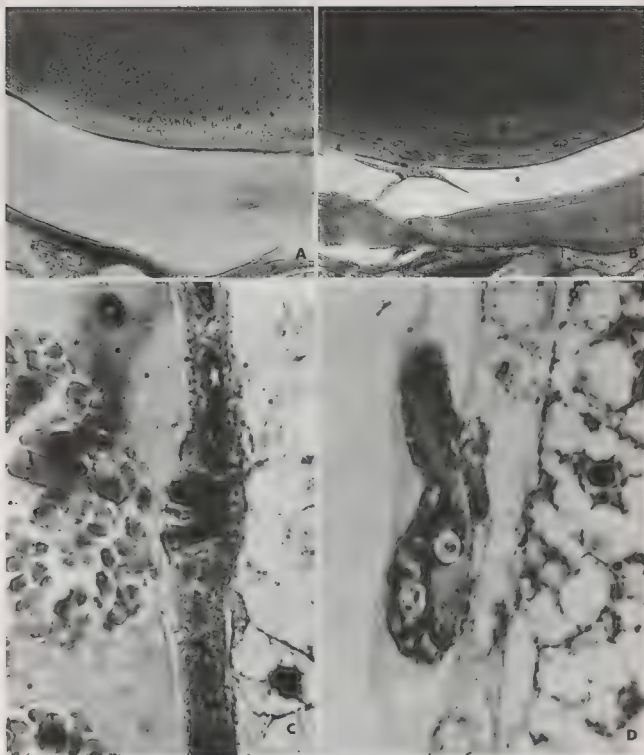


FIG 2. — Régulations de la traversée de la paroi stomacale : limitation (A à C) et facilitation (D). A et B : membrane péritrophique chez *Simulium sirbanum*, 6 h après le repas sur homme sain (A) et sur homme très parasité (B) ; C : chez *Aedes aegypti*, lyse d'une cellule digestive attaquée par une microfilaire de *Molnema dessetae*, 6 h après le repas sur un rongeur très parasité ; D : microfilaire de *Wuchereria bancrofti* dans une cellule digestive hypertrophiée d'*Anopheles gambiae* A, 10 h après le repas.

Regulations of the stomach wall. limitation (A to C) and facilitation (D). A and B : peritrophic membrane of *Simulium sirbanum* 6 hours after feeding on clean (A) and on heavily parasitized (B) man ; C : in *Aedes aegypti*, lysis of a digestive cell attacked by a *Molnema dessetae* microfilaria, 6 days after feeding on a heavily infected rodent ; D : microfilaria of *Wuchereria bancrofti* in a hypertrophied digestive cell of *Anopheles gambiae* A, 10 days after the meal

moustique est contraint à digérer la tête en bas). Elles migrent dans plusieurs cellules contiguës, sans provoquer de modifications, avant de rompre la lame basale, épaisse et résistante (Fig. 1). Les sorties des microfilaries s'effectuent sur 12 h, parfois moins.

Cette migration intra-épithéliale, qui «résume» les migrations de plus longue durée, observées chez les *Spirurides* ancestraux (SEUREAU et QUENTIN, 1977), a deux conséquences :

a) la mortalité du vecteur si le repas est trop riche en microfilaries, car les cellules digestives finissent par être abrasées par les migrations des microfilaries ; contrairement à ce qui est admis, il n'y a pas un nombre anormalement élevé de parasites extrastomacaux ni d'hémorragie, mais le sang ingéré, en contact avec la lame basale, ne peut plus être digéré.

b) chez *S. sirbanum*, la contradiction entre le blocage rapide des microfilaries dans la membrane périrrophique et l'arrivée des microfilaries dans l'hémocèle pendant 12 h, trouve une explication : le petit nombre de microfilaries qui échappent à l'emprisonnement par la périrrophique seraient celles qui ont pénétré très vite dans l'épithélium digestif, où elles resteraient à l'abri avant de rompre la lame basale. L'observation de telles microfilaries, 30 minutes après le repas, étaye bien cette hypothèse (BAIN et PHILIPPON, 1970).

2. Mécanismes de la limitation chez *Simulium sirbanum*

Toutes les microfilaries qui arrivent dans l'estomac de cette simule sont saines ; l'armature pharyngée qui, chez certains vecteurs peut détruire non nombre de microfilaries (COLUZZI et TRABUCCHI, 1968 ; BAIN et coll., 1974 ; Mac GREVY et coll., 1978 ; BUSE et KUHLOW, 1979), est ici inexistante et ne peut être incriminée dans le mécanisme de la limitation.

Des essais de modèles stochastiques (MOUGEY et BAIN, 1976) n'ont pas expliqué le phénomène. Mais la comparaison histologique des similes parasités avec des similes saines révèle que la membrane périrrophique, réputée épaisse, est en fait mince si le repas est effectué sur homme sain (Fig. 2A et B). Son épaisseur rapportée à la surface de l'estomac (indice IP), est corrélée avec le nombre de microfilaries ingérées ; ainsi, pour 0 ou 1 microfilarie ingérée, l'IP est compris entre 2 et 6 ; pour 50 et plus de microfilaries ingérées, l'IP est compris entre 16 et 36 (BAIN et coll., 1976).

Les travaux de FREYVOGEL et JAQUET (1965) ont montré que la sécrétion de la membrane périrrophique chez l'*Aedes* est déclenchée par la simple distension de l'estomac. Dans le cas de la simule, le mécanisme est vraisemblablement le même.

Chez les similes parasitées, les microfilaries ingérées, qui se répartissent en périphérie du bol alimentaire et sont très mobiles, exercent des pressions et des chocs sur l'estomac, ce qui déclencherait à son niveau un relargage des sécrétions périrrophiques d'autant plus important que le nombre de microfilaries augmente.

Chez *S. soubrense*, où il y a proportionnalité, les faits sont différents : la membrane périrrophique est assez épaisse mais aisément traversée par les microfilaries. Divers mécanismes adaptatifs ont donc été sélectionnés, et il n'est pas possible, contrairement à ce qui est tenté parfois (REID et LEHANE, 1984), de généraliser les observations.

3. Mécanisme de la limitation chez *Aedes aegypti*

Chez l'*Aedes*, la membrane périrrophique est toujours mince et n'est mise en place qu'à la 12ème heure, quand les microfilaries ont déjà migré dans l'hémocèle ; elle ne joue ici aucun rôle dans la limitation, pas plus que l'armature pharyngée, très réduite.

Mais chez les moustiques très infestés, à partir d'une heure environ après le repas, chaque cellule de l'épithélium digestif attaquée par une microfilarie est lysée (cytoplasme basophile et laqué contrastant avec celui des cellules voisines saines ; fig. 2C). Ces cellules mortes empêchent le passage du parasite. Une telle lésion ne s'observe pas chez les moustiques sains ; elle est également inexistante ou très peu marquée chez les moustiques faiblement infestés et au début des fortes infestations.

Comme le nombre des microfilaries qui arrivent dans l'hémocèle est négligeable par rapport au nombre des cellules digestives, il faut admettre que le comportement de l'épithélium stomacal est modifié dans son ensemble sous l'action des microfilaries. Cela implique une «information» générale de tout l'organe, soit par voie chimique, soit plus simplement par voie mécanique : les chocs des microfilaries contre la paroi stomacale (BAIN et CHABAUD, 1975 ; PETIT, 1978). Chez ces moustiques «informés», les cellules digestives, apparemment saines en histologie classique, ont quelques particularités ultrastructurales (persistance fréquente de l'ergastoplasme enroulé) ; les cellules endocrines (BROWN et coll., 1985), par contre, gardent un aspect normal.

Aucune mortalité n'est constatée chez *A. aegypti* ; les cellules digestives lysées sont éliminées dans la lumière stomacale et l'estomac a une apparence saine 24 h après le repas.

4. Mécanisme de la facilitation chez *Anopheles gambiae* A

Le passage des microfilaries entraîne également une réaction de l'épithélium digestif mais ici, les cellules atteintes s'hypertrophient et font une volumineuse saillie dans la lumière stomacale (fig. 2D). Sachant que les microfilaries ont pris essentiellement sur les cellules gonflées, ces zones réactionnelles constituent des sites néoformés particulièrement favorables au passage de nouvelles microfilaries (BAIN et BRENGUES, 1972).

Tous ces mécanismes, efficaces mais subtils, exigent une bonne intégrité des organes pour se dérouler ; jusqu'à présent, les modèles in vitro (estomacs isolés) que nous avons testés et qui sont parfois seuls utilisés (CHRISTENSEN et SUTHERLAND, 1984) ne reproduisent pas les phénomènes et amènent à des interprétations erronées.

II — AUTRES RÉGULATIONS

A. AU COURS DE L'INGESTION DES MICROFILAIRES

De nombreux travaux sont consacrés au problème de l'ingestion (références in PETIT, 1984) mais la relation entre les densités microfilarieuses chez l'hôte et dans l'estomac du vecteur est délicate à établir, car de nombreux paramètres

entrent en jeu : régions de prélèvement sur l'hôte, différentes pour l'expérimentateur et le vecteur ; stress de l'hôte, entraînant une variation immédiate de la microfilarémie ; dispersion exagérée de la distribution du vecteur due à un élagage non standardisé (PETIT et PICHON, 1982) ; poids du sang ingéré par le vecteur très sous-estimé, en raison de l'élimination rapide de l'excédent de liquide absorbé (68 % du poids initial est perdu, in BOORMAN, 1960).

Actuellement, il est le plus souvent admis que les microfilaries sont concentrées par le vecteur par un chimiotactisme (BRYAN et SOUTHGATE, 1976 ; SAMARAWICKREMA et coll., 1979 ; LOWICHICK et LOWRIE, 1988).

L'utilisation de modèles appropriés — hôte pluriparasité, donnant des valeurs relatives fiables (Tabl. II) ; inoculation à l'hôte de microsphères inertes inégales (8 à 25 μm de diamètre) — amène à d'autres conclusions : le nombre de microfilaries ingérées diffère presque toujours du nombre attendu, par défaut ou par excès, les résultats variant avec chaque filaire et, pour chacune d'elles, avec l'heure et le lieu de la piqûre. Cette diversité n'est pas anarchique ; elle paraît réglée par la répartition de chaque espèce de microfilarie (ou taille des particules) selon les vaisseaux de différents diamètres de l'appareil circulatoire (PETIT, 1984).

1. Certaines microfilaries vivent dans les capillaires sanguins (Fig. 3) et ne sont pas détectées par une prise de sang classique. Ces microfilaries, souvent de grande taille, ne sont délogées des capillaires que par la succion du vecteur ou par les pressions exercées à dessein par l'expérimentateur. A cette catégorie appartiennent les microfilaries dites «dermiques», logées en réalité dans les capillaires lymphatiques (genres *Onchocerca* et *Cercopithifilaria*).

TABLEAU II

Illustration de la diversité des relations entre les densités microfilarien-nes chez l'hôte et l'ingestion des microfilaries. Le modèle est constitué par 4 filaires coexistant chez un saimiri. Les nombres représentent les rapports des mesures faites au flanc et à l'oreille, à 2 moments précis, par l'expérimentateur et le vecteur.

Illustration of the diversity of the relationships between densities of microfilariae in the host and their mode of ingestion by the vector. The experimental model is a Saimiri concurrently parasitized by 4 different filariae. Numbers represent the ratio of microfilarial density in the flank to that in the ear lobe, taken at two different times of the day by bleeding and by engorging vector.

	Prise de sang		Ingestion par <i>A. aegypti</i>	
	Creux de microfilarémie	Pic de microfilarémie	Creux de microfilarémie	Pic de microfilarémie
<i>Dipetalonema robini</i>	1,21	1,3	1,75	1,51
<i>Dipetalonema gracile</i>	0,94	1,4	1,33	1,28
<i>Mansonella mariae</i>	0,91	1,38	1,03	2,1
<i>Mansonella colombiensi</i>	0,1	0,32	0,62	1

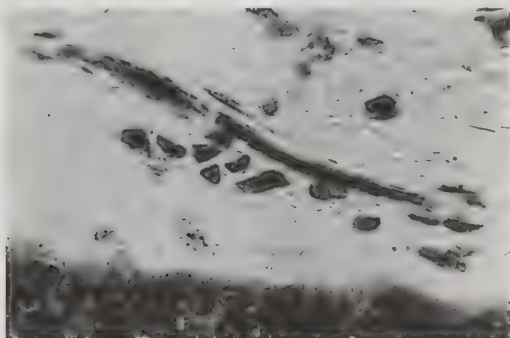


FIG. 3. — Microfilarie de *Mansonella* (*Tetrapetalonema*) *colombiensi* logée dans un capillaire sanguin dermique de *Saimiri sciureus* : cette microfilarie, qui vit dans de petits vaisseaux larges de 8 μm , est la plus grande des 4 espèces qui coexistent chez ce singe (320 $\mu\text{m}/6 \mu\text{m}$).

Microfilaria of Mansonella (Tetrapetalonema) colombiensi located inside a dermic blood capillary of Saimiri sciureus : this microfilaria, which stays inside small vessels, 8 μm wide, is the largest of the four species coexisting in this monkey (320 $\mu\text{m}/6 \mu\text{m}$).

Le freinage et la concentration différentielle de certains parasites dans les capillaires semble être un phénomène général et jouer un rôle important dans d'autres maladies parasitaires transmises par vecteurs hématophages comme le paludisme (in CHABAUD et coll., 1986).

2. D'autres microfilaires circulent dans les vaisseaux de plus grand diamètre; leur comportement peut être spécialisé comme chez les microfilaires périodiques qui, alternativement, se maintiennent de façon active au niveau des poumons (creux de la microfilarémie), ou sont relâchées passivement avec les hématies dans la circulation («pic de la microfilarémie»; HAWKING, 1967).

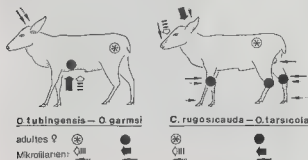


FIG. 4. — Localisation chez *Cervus elaphus* des microfilaires et des adultes de 4 espèces de Filaires à microfilaires dermiques (*O. onchocerca*; C; *Cercophthylaria*). In Schulz-Key et coll., 1976.

Localisation in *Cervus elaphus* of microfilariae (*O. Onchocerca*; C; *Cercophthylaria*). In Schulz-Key et al., 1976.

Entre ces deux catégories, il existe une série d'intermédiaires.

Ces comportements variés des microfilaires, dûs aux sélections exercées par les vecteurs, aboutissent à des microlocalisations très précises (Fig. 4); elles suffisent à expliquer la diversité des résultats observés durant la phase de l'ingestion.

B. AU COURS DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DES FILAIRES

Depuis longtemps on sait que différentes souches d'une même espèce de vecteur peuvent avoir des rendements inégaux vis-à-vis d'une filaire donnée, phénomène qui est sous le contrôle de certains gènes (MAC DONALD et RAMAN-CHANDRAN, 1965 etc.).

Des proportions plus ou moins grandes de larves extra-stomacales peuvent donc être lysées ou plus souvent mélanisées, processus classique chez les insectes (SALT, 1963).

Les divers types de relations établies entre les larves filariennes et les tissus parasites contribuent aussi à moduler la réussite de la transmission. La comparaison de Filaires se développant dans le tissu adipeux d'*Aedes* révèle que, chez certains couples, le vecteur doit effectuer plusieurs repas de sang pour que les larves atteignent le stade infestant tandis que chez d'autres couples ce n'est pas nécessaire (PETIT et SPITALIER-KAVEH, 1979; BARTLETT, 1984). Par l'analyse ultrastructurale, on constate que, dans le premier cas, chaque repas de sang déclenche dans le syncytium parasité des modifications cytologiques identiques à celles du tissu sain, qui sont liées à la synthèse protéique du précurseur du vitellogène. Dans le second cas, au contraire, le tissu parasité n'est plus activé par le repas de sang; il y a une forte séclusion

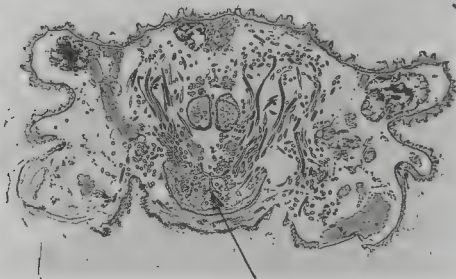


FIG. 5 — Migration des larves infestantes d'*Acanthocheilonema viteae* vers le pharynx d'*Ornithodoros tartakowskyi*, 5 mn après le début de la piqûre sur le rongeur.

Migration of *Acanthocheilonema viteae* infective larvae towards the pharynx of *Ornithodoros tartakowskyi*, 5 mn after they started to feed on a Rodent.

qui, logiquement, favorise cette Filaire : même si, dans la nature, le vecteur n'a pas la possibilité de se nourrir à nouveau, elle deviendra infestante.

C. AU COURS DU TRANSFERT DES LARVES INFESTANTES À L'HÔTE

Les modalités de cette phase du cycle sont également très variées et correspondent à des différences dans le comportement des vecteurs lors de leur repas de sang. Chez les Diptères hématophages, par exemple, les stades infestants remplissent le labelle et sont déposés lors de la piqûre, sur la peau de l'hôte, dans laquelle ils pénètrent activement (MAC GREEVY et coll., 1974) ; chacune de ces étapes ne touche qu'une fraction des larves, variable avec les couples (PETIT, 1978 ; LINDSAY, 1986).

Chez les Acariens, l'ensemble des pièces buccales pénètre dans la peau et les larves sont directement inoculées mais le détail du mécanisme n'est pas simple. Ainsi, chez *Acanthocheilonema vitae-Ornithodoros tariakowskyi*, le passage des stades infestants ne s'observe que sur des spécimens prélevés au début du repas et s'étant peu ou pas gorgés. Une coaptation entre le labre et la région de l'orifice pharyngien assure la fermeture du pharynx qui, alterné avec l'afflux de sang, paraît interdire l'inoculation des larves pendant le gorgement proprement dit ; le courant du sang ingéré peut même refouler les larves infestantes dans les caeca digestifs ; les sorties s'effectuent donc pendant la période initiale de salivation et sont de ce fait peu nombreuses.

Mais, par ailleurs, les stades infestants, souvent abondants (jusqu'à 300), qui occupent tous les espaces libres du corps chez la tique à jeûne, émigrent vers le cône buccal, 30 sec. à 5 mn après le début de la piqûre, avant que ne débute le gorgement (Fig. 5 ; BAIN, 1967).

Les phénomènes de migration, mal connus, sont probablement fort complexes (LAVOPIERRE et HO, 1973) ; chez *A. vitae*, ils semblent nettement déterminés par la piqûre du vecteur.

CONCLUSION

Les événements qui viennent d'être exposés sont remarquables aussi bien par leur minutieuse complexité que par leur efficacité pour assurer l'équilibre entre les organismes en cause.

Il a été possible de les approfondir parce que les filarioses ont une grande importance en pathologie tropicale. Il est certain qu'une complexité aussi grande est la règle générale en écologie ; mais cette richesse des relations entre organismes ne peut être que sous-évaluée tant qu'elle n'a pas un intérêt primordial, médical ou économique.

BIBLIOGRAPHIE

- BAIN, O., 1967. — Biologie larvaire et mécanismes de transmission de la filaire *Dipetalonema vitae*. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 42 : 211-267.
- BAIN O., 1971. — Transmission des Filarioses. Limitation des passages des microfilaries ingérées vers l'hémocèle du vecteur, interprétation. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 46 : 613-631.
- BAIN O., 1976. — Traversée de la paroi stomacale du vecteur par les microfilaries. Techniques utilisées, importance épidémiologique. *WHO.FIL/75.138. Bull. O M S*, 54 : 397-401.
- BAIN O. & BRENGUES J., 1972. — Transmission de la Wuchereria et de la Sétiariose bovine : Étude histologique de la traversée de la paroi stomacale d'*Anopheles gambiae* A et d'*Aedes aegypti* par les microfilaries (1). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 47 : 399-412.
- BAIN O. & CHABAUD A.G., 1975. — Le mécanisme assurant la régulation de la traversée de la paroi stomacale du vecteur par les microfilaries (*Dipetalonema desseti-Aedes aegypti*). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 281, sér. D : 1199-1202.
- BAIN O., DURETTE-DESSET M.C. & DE LEON R., 1974. — Onchocercose au Guatemala ; l'ingestion des microfilaries par *Simulium ochraceum* et leur passage dans l'hémocèle de ce vecteur. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 49 : 467-487.
- BAIN O. & PHILIPPON B., 1970. — Mécanisme de la traversée de la paroi stomacale par les microfilaries chez *Anopheles stephensi* et *Simulium damnosum*. Mise en évidence d'un séjour des microfilaries dans l'épithélium digestif. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 45 : 295-320.
- BAIN O., PHILIPPON B., SECHAN Y. & CASSONE J., 1976. — Corrélations entre le nombre de microfilaries ingérées et l'épaisseur de la membrane péritrophique du vecteur dans l'Onchocercose de savane africaine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 283, sér. D : 391-392.
- BARTLETT C.M., 1984. — Development of *Dirofilaria immitis* (Leidy, 1886) (Nematoda : Filarioidea) in *Aedes* spp. and *Mansonia perturbationis* (Walker) and responses of mosquitoes to infection. *Can. J. Zool.*, 62 : 112-129.
- BOORMAN J.P.T., 1960. — Observations on the feeding habits of the mosquito *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L.) ; The loss of fluid after a blood meal and the amount of blood taken during feeding. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 54 : 8-14.
- BROWN M.R., RAIKHEL A.S. & LEA A.O., 1985. — Ultrastructure of midgut endocrine cells on the adult mosquito *Aedes aegypti*. *Tissue and Cell*, 17 : 709-721.
- BUSE E. & KUHLFOW F., 1979. — Rasterelektronenoptische Studien zur Morphologie und Bedeutung der Vorderarmbewehrung verschiedener Stechmückenarten für die Aufnahme von Mikrofilarien. *Tropenmed. Parasit.*, 30 : 446-454.
- CHABAUD A.G., BAIN O., LANDAU I. & PETIT G., 1986. — La transmission des parasites par vecteurs hématophages : richesse des phénomènes adaptatifs. *La vie des Sciences*, 3 : 469-484.
- CHRISTENSEN B.M. & SUTHERLAND D.R., 1984. — *Brugia pahangi* : exsheathment and midgut penetration in *Aedes aegypti*. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 103 : 423-433.
- COLUZZI M. & TRABUCCHI R., 1968. — Importanza dell'armatura bucco-faringea in *Anopheles* e *Culex* in relazione alle infezioni con *Dirofilaria*. *Parassitologia*, 10 : 47-59.
- DUKE B.O.L. & LEWIS D.J., 1964. — Studies on factors influencing the transmission of onchocerciasis. III. Observations on the effect of the peritrophic membrane in limiting the development of *Onchocerca volvulus* microfilariae in *Simulium damnosum*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 58 : 83-88.
- ESSLINGER J.H., 1962. — Behavior of microfilariæ of *Brugia pahangi* in *Anopheles quadrimaculatus*. *Amer. J. Trop. Med. Hyg.*, 11 : 749-758.
- FREYVOGEL T.A. & JAQUET C., 1965. — The peritrophic membrane for the formation of a peritrophic membrane in Culicidae females. *Acta trop.*, 22 : 148-154.
- HAWKING F., 1967. — The 24-hour periodicity of microfilariae : biological mechanisms responsible for its production and control. *Proc. R. Soc. B* 169 : 59-76.
- LAVOPIERRE M.M.J. & HO B.C., 1973. — Studies on filariasis. II. *Brugia pahangi* : the escape of infective larvae from the Mosquito. *J. Helminthol.*, 47 : 339-332.

- LEWIS D.J., 1950. — A peritrophic membrane in *Simulium*. *Nature*, 165 : 978.
- LINDSAY S.W., 1986. — The migration of infective larvae of *Brugia pahangi* within the mosquito *Aedes aegypti*. *Parasitology*, 92 : 369-378.
- LOWICHIK A. & LOWRIE R.C. Jr., 1988. — Uptake and development of *Wuchereria bancrofti* in *Aedes aegypti* and Haitian *Culex quinquefasciatus* that were fed on a monkey with low density microfilariaemia. *Trop. Med. Parasit.*, 39 : 227-229.
- MCDONALD W.W. & RAMACHANDRAN C.P., 1965. — The influence of the gene *fm* (filarial susceptibility, *Brugia malayi*) on the susceptibility of *Aedes aegypti* to seven strains of *Brugia*, *Wuchereria* and *Dirofilaria*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 59 : 64-73.
- Mc GREEVY P.B., THEIS J.H., LAVOPIERRE M.M.J. & CLARK J., 1974. — Studies on filariasis. III. *Dirofilaria immitis*: emergence of infective larvae from the mouth parts of *Aedes aegypti*. *J. Helminthol.*, 48 : 221-228.
- MCGREEVY P.B., BRYAN H., OOTHUMAN P. & KOLSTRUP N., 1978. — The lethal effects of the cibarial and pharyngeal armature of mosquitoes on microfilariae. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 72, 361-368.
- MOUGEY Y. & BAIN O., 1976. — Passage des microfilaries dans l'hémocèle du vecteur : modèles stochastiques appropriés à diverses hypothèses sur les mécanismes de la limitation. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 51 : 95-110.
- PETIT G., 1978. — La Filaire *Dipetalonema dessetae* : phénomènes de régulation et rendement parasitaire chez l'*Aedes* vecteur. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 53 : 649-668.
- PETIT G., 1984. — Ingestion des Hématozoaires par le vecteur. Analyse de quatre Filaires parasites d'un Saimiri. *Thèse Dr. Etat Sc. Nat.*, Univ. P. & M. Curie, Paris 29.3.1984, 153 pp. polycop. et *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1985, 60 : 247-297 et 455-497.
- PETIT G. & PICHONG., 1982. — Ingestion des microfilaries par le vecteur dans le cas des basses microfilarémies. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 57 : 73-78.
- PETIT G. & SPITALIER-KAVEH H., 1979. — La Filaire *Brelinia booliati* dans le tissu adipeux d'*Aedes togoi* : comparaison avec le couple *Dipetalonema dessetae* - *A. aegypti*. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 54 : 653-663.
- QUILLEVERE D., 1979. — Contribution à l'étude des caractéristiques taxonomiques, biotécologiques et vectrices des membres du complexe *Simulium damnosum* présents en Côte d'Ivoire. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, n° 109 : 304 p.
- REID G.D.F. & LEHANE M.J., 1984. — Peritrophic membrane formation in three temperate simuliids, *Simulium ornatum*, *S. equinum* and *S. lineatum*, with respect to the migration of onchocercal microfilariae. *Annls trop. med. Parasit.*, 78 : 527-539.
- SALT G., 1963. — The defense reactions of insects to metazoan parasites. *Parasitology*, 53 : 527-642.
- SAMARAWICKREMA W.A., FOLA-SONE, KAZYO-ICHIMORI & CUMMINGS R.F., 1979. — Filariasis in Western Samoa. I. Transmission studies of *Aedes (Stegomyia) polynesiensis* (Marks) and *Aedes (Finalya) samoanus* (Gruenberg) on carriers with different levels of microfilaraemia of *Wuchereria bancrofti*. *WHO VBC.*, 79751 : 21 p.
- SCHULZ-KEY H., BAIN O. & WENK P., 1976. — Untersuchungen über die Filarien der Cerviden in Süd-deutschland. 4. *Onchocerca garmsi* Bain und Schulz-Key, 1976, eine subkutane Filarie des Rothirsches (*Cervus elaphus*). *Tropenmed. Parasit.*, 27 : 229-232.
- SEUREAU C. & QUENTIN J.C., 1977. — Migrations larvaires des Nématodes Subulures et Spirurides chez *Locusta migratoria* (Insecte Orthoptère) hôte intermédiaire expérimental. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 52 : 457-470.

QUELQUES ASPECTS DE L'ÉCOLOGIE DE *LERNAEOCERA LUSCI* (BASSETT-SMITH, 1896), COPEPODE PARASITE DE POISSONS MERLUCCIIDAE ET GADIDAE

par Claire TIRARD et André RAIBAUT*

Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale,
U.S.T.L., Place E. Bataillon — 34060 MONTPELLIER Cedex 1

MOTS-CLÉS : Copépodes parasites - *Lernaecocera lусi* - Soleidae - Merlucciidae - Gadidae - Cycle évolutif - Écologie parasitaire - Endemiotope.

KEY-WORDS : Parasitic copepods - *Lernaecocera lусi* - Soleidae - Merlucciidae - Gadidae - Life-history - Parasitological ecology - Endemiotope.

RÉSUMÉ (Travail original)

Lernaecocera lусi est un Copépode parasite appartenant à la famille des Pennellidae. En Méditerranée, son cycle évolutif comprend un premier hôte qui est une espèce de sole (Soleidae), en général, *Solea vulgaris*. Le deuxième hôte le plus fréquent est le merlu (Merlucciidae), *Merluccius merluccius*. Ce cycle évolutif hétéroxène est très rare dans le monde du parasitisme car la fécondation se situe sur le premier hôte. Pour le différencier du schéma général (hôtes intermédiaire et définitif) nous proposons d'appeler la sole hôte de fécondation et le merlu hôte de maturation.

Grâce à des chalutages réalisés sur le plateau continental au large de la ville de Sète, nous avons pu déterminer les relations existant entre le parasitisme du premier hôte et celui du second. Il a ainsi été montré que les zones où les deux hôtes cohabitent, c'est-à-dire à des profondeurs comprises entre 30 et 60 mètres constituent l'endémotope. Dès que l'on s'en éloigne (profondeurs au-delà de 80 mètres) on assiste à une diminution très nette de la prévalence chez le deuxième hôte, conséquence de la diminution de la population de soles à ces profondeurs. En outre, compte tenu des migrations bathymétriques des merlus, on constate que les individus âgés, ayant une taille supérieure à 21 cm, ont tendance à sortir de l'endémotope et par conséquent à ne plus être soumis à des infestations massives.

Lernaecocera lусi est un Copépode appartenant à la famille des Pennellidae qui comprend des parasites dont les femelles adultes sont enfouies dans le corps d'un Poisson, plus rarement d'un Mammifère Cétacé. Ce type d'association est à mettre au compte de l'ectoparasitisme, mais pour le distinguer des associations moins étroites, plus superficielles, d'un ectoparasitisme *sensu stricto* en quelque sorte, les copépodologues utilisent le terme de mésoparasitisme (KABATA, 1981). Toute la région du corps de la femelle implantée dans l'hôte est étirée, la partie céphalique étant pourvue d'excroissances qui fonctionnent souvent comme les branches d'un harpon. Les Pennellidae sont en outre caractérisés par un cycle évolutif hétéroxène.

SUMMARY (Original scientific paper)

Some of the ecological aspects of Lernaecocera lусi (Bassett-Smith, 1896), Parasitic copepod of fishes belonging to Merlucciidae and Gadidae

Lernaecocera lусi is a parasitic copepod belonging to the Pennellidae family. In the Mediterranean Sea, its life-history includes a first host that is generally the common sole, *Solea vulgaris* (Soleidae). The most prevalent second host is the European hake, *Merluccius merluccius* (Merlucciidae). This heteroxenous life-cycle is very rare in the parasitism world, since fertilization occurs on the first host. In order to differentiate it from the general scheme (intermediate and definitive hosts) we propose that the common sole be named «fertilization host» and the European hake «maturation host».

By means of trawlings from the continental shore off Sète, it is possible to define relationships between the parasitism of the first and that of the second host. Thus the areas where both hosts live — depths from 30 to 60 meters — constitute their endemotope. In depths beyond 80 meters, a significant decrease in the prevalence of the second host is noted due to the decreasing population of common soles in these depths. Moreover, taking into account the bathymetric migrations of European hakes, we noticed that aged specimens (larger than 21 cm) tend to leave the endemotope and consequently are no longer exposed to heavy infestations.

En Méditerranée, *Lernaecocera lусi* a été confondu avec *Lernaecocera branchialis* (Linné, 1767) jusqu'en 1986, date à laquelle BASTIDE-GUILLAUME montre que les Copépodes du genre *Lernaecocera* en Méditerranée sont différents de l'espèce *branchialis*, notamment par la présence chez les premiers de processus antennaires. TIRARD (1987), se basant sur la morphologie et l'étude du parasitisme du premier hôte, à savoir *Solea vulgaris* Quensel, 1806, conclut que l'espèce méditerranéenne est *Lernaecocera lусi*. La génétique enzymatique confirme cette conclusion (TIRARD, travail en cours de rédaction).

En Méditerranée, *Lernaecocera lусi* à l'état femelle adulte parasite un Merlucciidae, le merlu, *Merluccius merluccius* (Linné, 1758) et un Gadidae, le capelan, *Trisopterus capellanus* (Lacépède, 1800). Dans le golfe du Lion ainsi que sur les

* Conférence prononcée lors du Colloque «Écologie et Parasitisme» organisé par la Société d'Écologie les 26 et 27 janvier 1989.

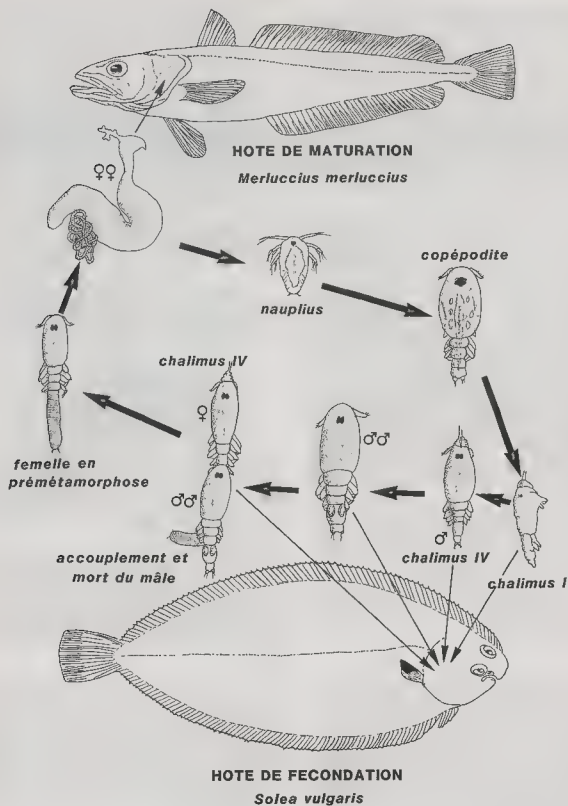


FIG. 1. — Cycle évolutif de *Lernaeocera luscii* en Méditerranée.
Life-history of *Lernaeocera luscii* in the Mediterranean Sea.

côtes tunisiennes, lieux où nous avons récolté le parasite, l'hôte préférentiel est le merlu, aussi bien en prévalence qu'en intensité. En Atlantique, le deuxième hôte de *Lernaocera luscii* est principalement le tacaud, *Trisopterus luscus* (Linné, 1758) et quelques autres Gadidae (KABATA, 1979). La femelle de *Lernaocera luscii* est sténoxène.

Le cycle évolutif de *Lernaocera luscii* (Fig. 1) débute par une femelle adulte ovifère implantée dans l'arc branchial de son hôte. Des oeufs sortent des nauplius typiques planctoniques qui muent pour donner un copépodite également planctonique. Ce dernier est infestant et, pour poursuivre son évolution, il faut qu'il rencontre un Poisson plat Pleuronectiforme, la sole commune, *Solea vulgaris*. Sur les branchies de la sole, le copépodite se transforme en un stade chalimus caractérisé par sa fixation à l'aide d'un filament frontal. Il y a ainsi quatre stades chalimus. La différenciation sexuelle est apparente à partir du 3ème stade chalimus. L'évolution mâle aboutit, à la suite d'un 4ème stade chalimus, à un adulte qui nage activement sur les branchies de la sole pour aller féconder de jeunes femelles, en général au stade chalimus IV. La jeune femelle ainsi fécondée rompt son filament frontal et quitte la sole. Toute cette partie du cycle a pu être suivie à partir d'infestations expérimentales réalisées en laboratoire. La suite du cycle résulte d'observations faites dans les conditions naturelles. Il est à noter que nous sommes également parvenus à infester deux autres espèces de soles, *Solea aegyptiaca* Chabanaud, 1927 et *S. impar* Bennet, 1831. La femelle libre de *Lernaocera luscii*, qualifiée de femelle en prémétamorphose, doit, pour évoluer, rencontrer un merlu ou un

capelan. La fixation se fait sur le bord externe de l'arc branchial. La femelle, dont l'abdomen s'est considérablement allongé, plaque sa région céphalique contre l'arc. C'est le stade Pennella filiforme et rectiligne. Par la suite la partie céphalothoracique du Copépode pénètre dans l'arc tandis que le reste du corps subit une flexion dite sigmoïde. On retrouve ainsi progressivement la femelle adulte dont nous sommes partis. Le cycle évolutif de *Lernaocera luscii* est très proche de celui de *L. branchialis*, la seule différence résidant dans la nature des hôtes et dans la localisation de la femelle adulte (SPROSTON, 1941).

En vue de suivre quantitativement l'infestation, nous avons choisi trois zones de pêches au large de la ville de Sète (Fig. 2). La première, en bordure de la zone des trois milles, correspond à des profondeurs variant entre 30 et 35 mètres. Dans la seconde les profondeurs se situent entre 50 et 60 mètres. Enfin la troisième s'étend sur des fonds de 80 à 95 mètres. Chaque zone a fait l'objet de six chalutages, trois en 1987 et trois en 1988, réalisés par le navire du C.N.R.S. le «Georges Petit», chaque trait ayant duré une heure et trente minutes. Cela nous a permis de réaliser un échantillonnage homogène. Tous les Merlucciidae, Gadidae et Pleuronectiformes ont été examinés.

Pour les Merlucciidae et les Gadidae, seuls le merlu et le capelan se sont révélés parasités par *Lernaocera luscii* (Fig. 3). On remarque, d'une part, que les prévalences sont nettement plus élevées chez le merlu que chez le capelan et, d'autre part, qu'il y a diminution de la prévalence au fur et à mesure que l'on s'adresse à des profondeurs élevées, notamment dans la zone III.

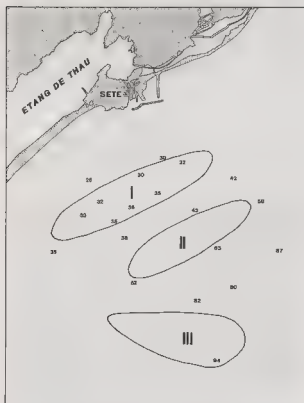


FIG. 2. — Situation géographique des trois zones de pêche
Geographical location of three fishing areas.

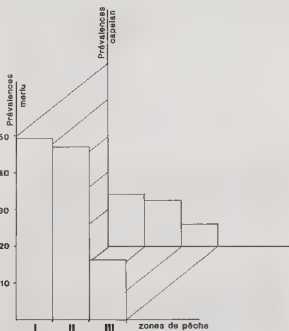


FIG. 3. — Prévalences de *Lernaocera luscii* adulte, chez le merlu et le capelan dans les zones de pêches.

Prevalences of adult *Lernaocera luscii* in European hake and Mediterranean pouting in fishing areas.

En ce qui concerne le premier hôte, *Lernaocera luscii* a été observé uniquement sur la sole commune, *Solea vulgaris*. Il semble donc que, dans les conditions naturelles, la spécificité parasitaire de *Lernaocera luscii* vis-à-vis du premier hôte soit oioxène. Nous n'avons pas réalisé une étude quantitative de l'infestation des soles car nous n'avons pas pu bénéficier d'un échantillonnage suffisant. Néanmoins nos observations nous permettent de formuler deux remarques intéressantes ; d'abord la prévalence globale élevée de *Lernaocera luscii* chez la sole, c'est-à-dire 68 % et ensuite la raréfaction de ce premier hôte dans les chalutages de la zone III. Il est certain que la diminution très nette de la prévalence dans la zone III chez le merlu et le capelan est la conséquence de la diminution de la population de soles dans ce secteur. Cela a été confirmé par des chalutages profonds réalisés dans le golfe du Lion à des profondeurs variant entre 130 et 250 mètres. Tous les merlus et les capelans examinés se sont avérés indemnes du parasite. Aucune sole n'a été pêchée à de telles profondeurs.

Lorsque l'on envisage chez le merlu l'étude de la prévalence en fonction de la taille (Fig. 4) on retrouve les observations précédentes, à savoir que les prévalences les plus élevées se rencontrent dans les zones I et II. On remarque, en outre, que dans les trois zones ce sont les individus dont les tailles se situent entre 9 et 21 cm qui sont les plus fréquemment parasités. A partir de cette taille et, en particulier, pour les poissons

ayant une longueur supérieure à 25 cm, on assiste à une chute de la prévalence. Dans cette analyse des variations de la prévalence en fonction de la taille de l'hôte, l'état du parasite n'est pas pris en compte. Aussi nous a-t-il paru intéressant d'intégrer ce paramètre et à cet effet nous avons distingué trois états correspondant à trois phases de l'évolution du parasite chez le merlu (Fig. 5). Il s'agit de l'état *Pennella*, fugace, attestant d'une infestation récente de l'ordre de quelques jours, l'état jeune femelle qui permet de situer l'infestation à plusieurs semaines et enfin l'état adulte dont KABATA (1958) évalue l'âge entre un an et un an et demi, durée confirmée chez un autre Pennellidae parasite de la sardine (BEN HASSINE *et al.*, sous-pressé).

Dans les classes d'âges inférieures à 21 cm on constate que ce sont surtout de jeunes femelles qui parasitent le merlu et, dans les zones I et II, le pourcentage élevé de stades *Pennella* nous permet d'affirmer que nous sommes dans l'endémioptote. Dans les classes d'âges supérieures à 21 cm, l'infestation se poursuit mais avec des fréquences moindres. Ce sont les stades adultes qui prédominent, cela étant particulièrement net dans la zone III. Cette diminution du pourcentage de jeunes stades à partir de 21 cm, signifiant donc que l'infestation est moins favorable, peut être interprétée soit par un phénomène de rejet de la part de l'hôte ou de difficulté de pénétration dans l'arc branchial soit par un changement de la fréquence des classes d'âge dans la population hôte. Pour

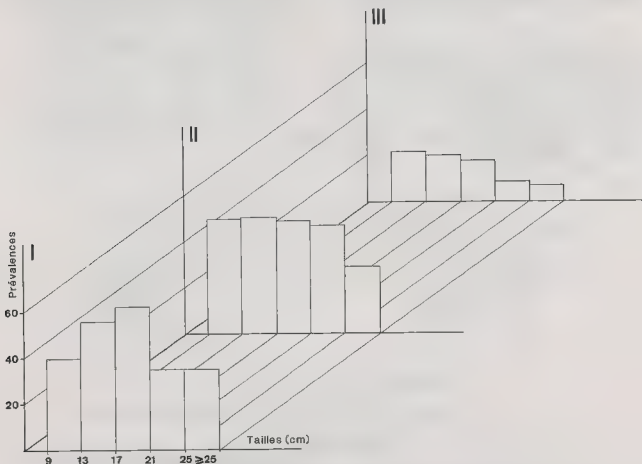


FIG. 4. — Prévalences de *Lernaocera luscii* adulte, en fonction de la taille du merlu et des zones de pêches.

Prevalences of adult *Lernaocera luscii* depending on the size of European hake and the fishing areas.

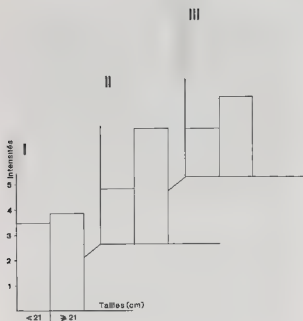


FIG. 6 — Intensité de *Lernaocera lusci* adulte en fonction de la taille du merlu et des zones de pêches.

Intensity of adult *Lernaocera lusci* depending on the European hake size and the fishing areas.

d'appeler la sole, hôte de fécondation et le merlu, hôte de maturation, ces appellations pouvant être étendues à l'ensemble des Pennellidae dont le cycle évolutif est connu.

Selon nous, dans le cas de *Lernaocera lusci*, l'hôte primaire est la sole, le merlu étant un hôte secondaire dans le temps. A l'appui de cette hypothèse deux faits à mentionner :

1 — la phase larvaire avec les stades chalimus et la fécondation se font sur la sole exactement comme le cas d'autres Copépodes appartenant au même ordre des Siphonostomatoida à cycle holoxène ;

2 — on peut rencontrer une femelle adulte sur une sole mais jamais une larve sur un merlu (SLINN, 1970 ; observations personnelles en Méditerranée).

Il est fort probable que l'acquisition de l'hétéroxénie chez la femelle de *Lernaocera* corresponde à une extension du parasitisme. Là où le problème se complique singulièrement c'est le cas des Pennellidae (*Pennella*, *Cardiodectes*) chez lesquels l'hôte de fécondation est un Invertébré marin pélagique, Céphalopode ou Gastéropode. Il n'existe, en effet, à notre connaissance, aucun Copépode Siphonostome holoxène parasite d'un Invertébré et présentant un stade chalimus.

BIBLIOGRAPHIE

- BASTIDE-GUILLAUME, C., 1986. — Étude écophysologique de certains parasitoses chez trois Gadiformes du golfe du Lion : *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758), *Trisopterus minutus capelanus* (Lacépède, 1800), *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826). Thèse de 3ème cycle, Université Montpellier II : 226 p.
- BEN HASSINE, O.K., RAIBAUT, A., BEN SOUISSI, J. & ROUSSET, V., sous-presse. — Morphologie de *Peroderma cylindrium* Heller, 1865, Copépode parasite de la sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) et quelques aspects de son écologie dans les eaux côtières tunisiennes. Annales de Sciences Naturelles, Zoologie, Paris.
- BOUHLAL, M., 1975. — Contribution à l'étude biologique et dynamique du merlu *Merluccius merluccius mediterraneus* (L., 1758) du golfe de Tunis. Thèse de 3ème cycle de biologie marine, Faculté des Sciences de Tunis : 177 p.
- KABATA, Z., 1958. — *Lernaocera obtusa* n. sp. Its Biology and its Effects on the Haddock. Marine Research, Scotland, 3 : 3-26.
- KABATA, Z., 1979. — Parasitic Copepoda of British fishes. Ray Society, London : 448 p.
- KABATA, Z., 1981. — Copepoda (Crustacea) parasitic on fishes : problems and perspectives. Advance in Parasitology, Academic Press, 19 : 2-63.
- SLINN, D.J., 1970. — An infestation of adult *Lernaocera* (Copepoda) on wild sole (*Solea solea*) kept under hatchery conditions. Journal of Marine Biological Association of United Kingdom, 50 : 787-800.
- SPROSTON, N.G., 1941. — The developmental stages of *Lernaocera branchialis* (Linn.). Journal of Marine Biological Association of United Kingdom, 25 : 441-466.
- TIRARD, C., 1987. — Introduction à la biologie évolutive des populations de Monogènes et de Copépodes parasites de Poissons Gadidae de la province atlanto-méditerranéenne. Mémoire de stage de D.E.A., Université de Montpellier II : 29 p.

ÉCOLOGIE DE L'ÉCHINOCOCCOSE ALVÉOLAIRE EN ALSACE : LE PARASITISME DU RENARD ROUX (*VULPES VULPES* L.)

par Bernard PESSON

Laboratoire de Parasitologie

et Roland CARBIENER

Laboratoire de Botanique, Faculté de Pharmacie de Strasbourg
B.P. 24 — F 67401 ILLKIRCH Cedex

MOTS-CLÉS : Alsace - *Echinococcus multilocularis* - Écologie des paysages - *Vulpes vulpes*.

KEY-WORDS : Alsace - *Echinococcus multilocularis* - Landscape ecology - *Vulpes vulpes*.

RÉSUMÉ (Travail original)

L'échinococcose alvéolaire humaine est exceptionnelle en Alsace alors que son incidence semble augmenter régulièrement depuis vingt ans dans les provinces limitrophes. Cette étude a été entreprise dans le but d'apporter les données épidémiologiques locales qui pourront être comparées à celles des zones d'endémie. Le Renard roux (*Vulpes vulpes*) est utilisé comme marqueur de la parasitose. Sur 737 renards autopsiés, 14 (4,3 %) sont porteurs d'*Echinococcus multilocularis*. La prévalence régionale est donc faible mais, comme dans les foyers connus, la distribution du parasite est localisée. Trois zones situées au nord (Alsace bossue, collines de Basse-Alsace) et au sud (Sundgau) de la province paraissent plus propices à l'entretien du cycle parasitaire. L'écologie comparée des paysages étaye les résultats parasitologiques. Elle est étudiée à deux échelles : l'échelle zonale et l'échelle régionale.

SUMMARY (Original scientific paper)

Human alveolar echinococcosis is still unusual in Alsace, whereas its incidence seemed to be regularly increasing during the last twenty years in border provinces. This survey had been carried out in order to collect new local epidemiological data to be compared with endemic areas. Red fox (*Vulpes vulpes*) was chosen to reveal zoonosis foci. 527 foxes were examined for intestinal helminths: 14 (4,3 %) harboured *Echinococcus multilocularis*. Regional prevalence was low but, as in endemic regions, the distribution of the parasite was confined to some districts. Three areas located in the north (Alsace bossue, Basse-Alsace Hills) and in the south (Sundgau) of the province were seen to be more propitious to the parasite life cycle. Comparative landscape ecology confirmed parasitological data on a zonal scale as well as on a regional one.

1. INTRODUCTION

L'Alsace, contrairement aux provinces voisines touchées par l'échinococcose alvéolaire, n'a pas bénéficié de travaux récents sur l'épidémiologie de cette parasitose qui chez l'homme est souvent d'évolution fatale. La réunion de la Société d'Écologie sur le thème «Écologie parasitaire» nous permet aujourd'hui de communiquer les résultats obtenus en cinq ans d'étude de l'helminthofaune vulpine dans notre région. La localisation précise des animaux infestés autorise un essai d'interprétation écologique de la répartition d'*Echinococcus multilocularis*.

1.1. RAPPEL PARASITOLOGIQUE

L'échinococcose alvéolaire est une zoonose dont le cycle naturel selvatique s'accomplit entre deux mammifères :

— un Carnivore, essentiellement Canidé, hôte définitif, qui héberge la forme adulte du Cestode *Echinococcus multilocularis* parasite de l'intestin grêle ;

— un Rongeur, le plus souvent Microtidé, hôte intermédiaire, chez lequel se développe une larve hépatique où bourgeonnent les scolex des futurs vers.

La contamination du Rongeur s'effectue par les oeufs du Cestode émis dans les excréments du Canidé ténifère. Ces oeufs représentent la forme de résistance et de dissémination du parasite. Le retour au Canidé est assuré par les rapports prédateur-proie existant entre les deux protagonistes. L'homme peut accidentellement entrer dans ce cycle. Il prend

1.3. APERÇU ÉPIDÉMIOLOGIQUE

L'épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire est difficile à appréhender car elle doit associer à l'étude de la sensibilité des hôtes naturels, la dynamique de leurs populations tout en tenant compte de la phase libre de dispersion du parasite dans le milieu extérieur. Le fonctionnement d'un foyer peut être schématisé par un modèle à trois compartiments entre lesquels circule l'agent pathogène.

— Le compartiment «hôte définitif» : il est représenté en France par le Renard roux. Sa distribution débord largement celle de la parasitose mais, étant donné sa densité et la spécificité relativement étroite du parasite pour cet hôte, il constitue un bon «marqueur» régional du parasitisme. C'est lui que nous avons retenu dans ce travail.

— Le compartiment «hôte intermédiaire» est caractérisé par un spectre d'hôtes très large. Plus de trente espèces de Rongeurs sont reconnues comme vecteurs possibles mais avec des sensibilités différentes d'une espèce à l'autre (PE-TAVY *et al.*, 1984) et même entre individus d'une même espèce (HOUIN *et al.*, 1984). En France, depuis la découverte du parasitisme d'*Arvicola terrestris* par HOUIN *et al.* (1980), la liste des espèces hôtes intermédiaires s'allonge, ce qui ne permet plus d'inféoder *E. multilocularis* à un hôte préférentiel à l'échelle nationale. DELATTRE *et al.* (1985) montrent ainsi, comment dans un même biotope franco-comtois les fluctuations des populations d'*A. terrestris* et de *Microtus arvalis* assurent une transmission quasi permanente de la parasitose. Une fois connue la distribution régionale du parasite chez le renard, l'étude des hôtes intermédiaires est nécessaire pour comprendre comment la transmission s'intensifie dans certains biotopes bien définis.

— La disponibilité des hôtes n'apparaissant pas comme l'unique facteur expliquant la distribution d'*E. multilocularis* dans les zones d'endémie, plusieurs épidémiologistes abordent aujourd'hui l'étude d'autres facteurs pouvant intervenir dans le développement du cycle parasitaire. Facteurs «endogènes» que recherchent HOUIN *et al.* (1986) par l'analyse iso-enzymatique d'isolats du Cestode. Facteurs «exogènes» (le troisième compartiment ; milieu où survit l'oeuf, stade libre du parasite) qui orientent les travaux de AUBERT *et al.* (1988) vers la mise en évidence d'un déterminisme de répartition de nature écologique. C'est dans ce contexte, que nous rendons compte ici de la distribution d'*E. multilocularis* chez le Renard roux en Alsace.

2. LE PORTAGE D'*E. MULTILOCULARIS* PAR LE RENARD ROUX

2.1. RÉCOLTE DES ÉCHANTILLONS ET RECHERCHE DU PARASITE

Dans le cadre de la campagne de prophylaxie contre la rage, les renards abattus ou trouvés morts en Alsace sont apportés aux laboratoires de la Direction des Services Vétérinaires (D.S.V.) de Strasbourg pour le Bas-Rhin (Dr. FERRY) et de Colmar pour le Haut-Rhin (Dr. CANTENEUR, Dr. MANSON). Au cours de chaque autopsie, le vétérinaire prélève l'encéphale pour la recherche du virus rabique et isole l'intestin grêle après la laparotomie pour la recherche des helminthes intestinaux. L'intestin grêle est immédiatement placé dans un bocal en verre contenant une solution de formol acétique de Railliet. Le récipient clos est ensuite placé à l'étuve à 60°C pendant 48 heures. Sur tous les prélèvements figurent la date de réception et le numéro d'identification de la D.S.V. ainsi que la commune d'origine.

Ceux-ci sont ensuite acheminés au laboratoire de Parasitologie de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg où ils sont traités selon le protocole décrit par MULLER (1987) et SCHMITT (1988). Les cestodes sont recherchés à la loupe binoculaire dans le contenu intestinal lavé et décanté. Une coloration au carmin acétique permet leur identification précise.

Les autopsies ont été pratiquées de septembre 1983 à mai 1988. Cet étalement de la récolte sur plus de quatre ans a permis d'obtenir un nombre d'échantillons représentatif des différentes zones bioclimatiques. Il compense aussi les fluctuations pluriannuelles des populations vulpines qui, en deçà du front de rage, se reconstituent, en moyenne, quatre ans après le passage d'une vague d'épizootie rabique.

2.2. RÉSULTATS

327 renards ont été autopsiés : 192 provenaient du Bas-Rhin, 135 du Haut-Rhin. *E. multilocularis* a été trouvé chez 14 d'entre eux (4,3 %). La provenance des échantillons et des renards parasités est représentée sur la figure 3. A noter que 10 sur 14 des autopsies positives ont été effectuées sur des renards morts entre septembre et janvier.

Le pourcentage de renards infestés en Alsace est faible si on le compare aux provinces limitrophes où sévit l'échinococcose alvéolaire humaine : 21,8 % en Lorraine (AUBERT *et al.*, 1987), environ 25 % en Franche-Comté selon BRESSON-HADNI *et al.* (1988). Dans le land voisin de Bade-Wurtemberg, ZEYHLE (1982) relève des taux d'infestation compris entre 20 et 27,7 % dans le Jura Souabe, mais son enquête ne couvre pas la région de la Forêt Noire. Nos résultats sont beaucoup plus proches de ceux signalés par JONAS et HAHN (1984) en Rhénanie-Palatinat : 3,9 %.

Mis à part le renard de Kunheim (extrême sud de la plaine rhénane), les animaux porteurs sont localisés dans trois régions : au nord, l'«Alsace bossue» et les collines de Basse Alsace de part et d'autre des Vosges gréseuses ; au sud, le Sundgau (Fig. 2). Dans ces zones, l'incidence du parasitisme est plus élevée. Ainsi en «Alsace bossue», 20 % des renards sont infestés et ce taux avoisine les taux enregistrés en Lorraine : 26 % en Moselle selon AUBERT *et al.* (1987). La même remarque peut être faite pour le Sundgau (19 % de renards parasités). Par ailleurs, les deux renards trouvés positifs par COUDERC *et al.*, lors de leur enquête de 1968-1969, proviennent de ces mêmes régions (Fig. 2).

D'autres Ténidés du Renard roux, aux oeufs morphologiquement identiques à ceux d'*E. multilocularis* et aux cycles mettant également en jeu un Rongeur, ont une distribution plus uniforme sur les deux départements. Au contraire, les renards parasités par les Mésocostoides sont pratiquement toujours trouvés en dehors des zones à *E. multilocularis*. Ce phénomène a également été signalé en Auvergne par DE-BLOCK *et al.* (1988).

3. ESSAI D'INTERPRÉTATION ÉCOLOGIQUE

3.1. ASPECTS BIOGÉOGRAPHIQUES GÉNÉRAUX

3.1.1. Les deux échelles de comparaison

La région Alsace-Vosges présente, sur un espace restreint, une palette de milieux naturels particulièrement diversifiée. On y observe notamment de gros contrastes biogéographi-



FIG. 2. — Répartition des renards parasités par *Echinococcus multilocularis* en Alsace.

Distribution of foxes infected by *Echinococcus multilocularis* in Alsace

que entre les Hautes Vosges qui atteignent la limite climatique des forêts et la plaine du Rhin dont le climat de confinement et d'abri est thermiquement privilégié (CARBIENER, 1966, 1969, 1983 et 1987).

Or les résultats obtenus montrent que la localisation d'*E. multilocularis* reste circonscrite à certains types de milieu à l'exclusion de nombreux autres qui en restent indemnes ou pour le moins quasi-exempts puisqu'il est impossible d'y affirmer l'absence du parasite. Ceci est en parfait accord avec les constatations faites par l'ensemble des auteurs ayant, avant nous, étudié la répartition de ce cestode : les zones d'endémie correspondent à des régions géographiques bien définies alternant avec les régions peu touchées. De plus,

dans les secteurs endémiques, l'existence probable de «foyers d'infestation» plus localisés encore, focaliseraient les sites actifs du cycle parasitaire (DELATTRE *et al.*, 1985 ; ARTOIS *et al.*, 1986).

Grâce à la diversité biogéographique évoquée, les résultats du recensement permettent pour la région Alsace-Vosges une fructueuse comparaison, d'une part avec les données zonales générales de la répartition biogéographique de l'échinococcose alvéolaire à l'échelle, très petite, de l'hémisphère nord, d'autre part avec les données accumulées par nos prédécesseurs en France et en Europe Centrale à l'échelle plus grande des régions géographiques.

Nous pensons pouvoir montrer qu'à l'aide de ces deux échelles de comparaison, il est possible de dégager un certain nombre de propositions d'interprétation sur l'écologie des paysages à endémie d'échinococcose alvéolaire. De même, les rôles respectifs des facteurs mésologiques et biotiques peuvent donner lieu à des hypothèses déductives.

3.1.2. Les homologues biogéographiques constatées à petite échelle

La répartition d'*E. multilocularis* dans l'ensemble géographique Lorraine-Vosges-Alsace et ses marges rappelle, de manière frappante, les données de sa répartition géographique générale (Fig. 1 a). En effet, l'on not :

— l'absence du parasite dans les grandes zones boisées, à savoir d'une part la ceinture boréale de forêts de conifères type taïga et d'autre part le très vaste massif forestier d'un seul tenant que constitue l'ensemble vosgien, dont les sapinières et les pinèdes à Pin sylvestre (sur le Grès des Vosges dites du Nord) présentent des analogies biocénologiques avec la taïga. Toutefois, c'est le milieu «forêt étendue et fermée» qui semble de manière générale défavorable au parasite, puisqu'il manque aussi dans le vaste massif forestier de plaine qu'est la forêt de Haguenau ;

— la présence de deux vastes ceintures bizonales de répartition du parasite dans des espaces ouverts occupés par une végétation basse et situées de part et d'autre de cette zone circumpolaire de la taïga, à savoir la toundra au nord (mais avec interruption dans les zones les plus océaniques) et la prairie primaire (steppe) continentale au sud (à l'exception d'enclaves semi-arides).

Or, en Europe, le parasite est localisé également au nord de la zone forestière axiale de l'arc alpin, dans une très vaste zone bordière de paysages ouverts. Mais dans ce vaste ensemble de l'arc périalpin nord, profondément secondarisé, les régions naturelles sujettes à l'endémie parasitaire semblent se centrer sur des régions d'élevage riches en prairies permanentes. Ces zones présentent une structure macrobiocénogène caractérisée par l'importance des effets de lisière. L'alternance de petits massifs forestiers ou haies avec des prairies et des labours y est typique. Elles relèvent des étages bioclimatiques montagnard inférieur et collinéo-montagnard de la série du hêtre ou de la chénaie-charnaie.

C'est exactement ce qui se passe en Alsace où l'infestation du renard par le cestode est circonscrite à trois régions collinéennes marquées par : 1) l'importance qu'y a conservé l'économie herbagère ; 2) l'importance relative des boisements ; le Sundgau au sud, les collines du champ de fracture prévosges de Basse Alsace, enfin les collines de l'«Alsace bossue» qui constituent à l'ouest des Vosges du Nord une enclave alsacienne s'intégrant de plain pied dans le vaste secteur d'endémie lorraine (Fig. 2 & 3).



FIG. 3. — Grandes régions géographiques d'Alsace.

Main geographical areas in Alsace.

Tout se passe comme si, dans la partie la plus occidentale et la plus profondément transformée par l'Homme de son aire, ce parasite, que l'on peut considérer comme inféodé aux zones de végétation asylvatiques primaire boréo-continentales, tend à occuper des unités paysagères présentant, par certains aspects, des analogies structurales et faunistiques avec ses biotopes d'origine. C'est ce qu'il s'agit d'essayer de cerner. Comme l'écrivent ARTOIS *et al.* (1986) : « L'étude comparative des résultats obtenus dans différents écosystèmes par des chercheurs de disciplines diverses constitue le meilleur espoir de voir clarifier ces questions » — (du déterminisme écologique de l'échinococcose alvéolaire) —. C'est bien là la méthode appliquée avec le succès que l'on sait par l'école de RIOUX en France.

3.2. ÉCOLOGIE À L'ÉCHELLE RÉGIONALE

3.2.1. Les paysages non infestés

Ils concernent d'une part l'ensemble des grandes unités naturelles de la plaine rhénane d'Alsace, d'autre part l'ensemble thermophile collinéen du piémont vosgien de la zone du vignoble, enfin la forêt vosgienne. Ainsi, les paysages « défavorables » au parasite sont les suivants :

a) La grande forêt fermée, non seulement de l'étage montagnard moyen et supérieur relevant de la série du sapin (Vosges centrales et Hautes Vosges), mais aussi de l'étage montagnard inférieur du plateau gréseux des Vosges du Nord (hêtraies, chênaies à Chêne sessile et pinèdes à Pin sylvestre) ou planitiaire (forêt de Haguenau). Ce qui semble déterminant, c'est l'occupation de l'espace par un ensemble forestier quasi continu, comme le montre la lacune de recensement du parasite dans la zone forestière de basse altitude (250-500 m) des Vosges du Nord qui interrompent les deux secteurs endémiques contigus de Basse Alsace (à l'est) et de Lorraine — « Alsace bossue » (à l'ouest).

b) Le piémont alsacien collinéen des Vosges centrales et des Hautes Vosges. C'est le paysage du vignoble. Il cerne ou interrompt les forêts de la série thermophile et subxérophile du Chêne sessile et du Chêne pubescent et s'adosse à l'étage montagnard inférieur du Hêtre. Il est marqué par les effets xérothermiques du climat d'abri orographique, avec traits subméditerranéens (moyenne annuelle de températures comprise entre 10°-11°C — pluviosité inférieure à 600 mm avec toutefois un indice pluviométrique fortement continental : pluies d'été).

c) Les grandes plaines céréalières. Ce sont des déserts faunistiques relevant d'une structure d'« openfield ». Les unités naturelles concernées sont les terrasses fluviales (plaine de la Hardt haut-rhinoise, plaine d'Erstein à couverture de loess) de Haute et Moyenne Alsace.

d) Les zones humides du Ried et de la région riveraine rhénane. Ces entités naturelles présentent une structure très complexe qui, par certains aspects, rappelle celle des zones d'endémie du parasite : structure macrobocagère riche en effets de lisière, présence d'herbages permanents. Mais la nappe phréatique subafléurante et des inondations d'eau de surface y gouvernent l'écologie.

3.2.2. Les paysages infestés

Les trois paysages infestés d'Alsace concernent des secteurs géologiques à substrats lourds : (argiles de décalcification du loess dites lehm pour les collines du Sundgau reliant l'Alsace à la porte de Bourgogne ; marnes du Keuper et du Lias pour les collines du champ de fracture de Saverne à l'est des Vosges et de l'« Alsace bossue », partie intégrante du plateau lorrain à l'ouest. Cette géologie alliée à un climat subocéanique relativement pluvieux (précipitations supérieures à 800 mm) et frais (températures moyennes inférieures à 9°C, nombre de jours de gelée relativement élevé) explique la persistance des exploitations herbagères.

Ces régions relèvent sur le plan phytogéographique, soit de l'étage collinéen de la chênaie-charmaie humide, soit de l'étage montagnard inférieur de la hêtraie à Asperule. Les

prairies permanentes et pâturages sont de type eutrophe et mésophile et appartiennent aux alliances phytosociologiques de l'Arrhenatherion (prairie de fauche à Fromental) et du Cynosuron (pâturage à Crételle). La structure semi-bocagère avec sa richesse en effets de lisière a déjà été soulignée. Elle comporte un taux de boisement relativement important (plus de 30 % de surface boisée) caractéristique des régions d'endémie.

4. DISCUSSION

Le déterminisme écologique de la répartition d'*E. multilocularis* apparaît dans les résultats obtenus en Alsace qui s'intègrent aux schémas généraux dégagés par nos précédentes, à savoir :

- principe d'une localisation précise des zones d'endémie au niveau d'unités paysagères, écologiquement circonscrites, c'est-à-dire susceptibles d'être décrites par les méthodes de l'écologie des paysages dont la symphytosociologie constitue un bon outil (GEHU, 1979). Or toutes ces zones d'endémie ont en commun d'être des régions herbagères ;

- présence, au contraire, dans l'aire européenne du parasite, localisée à l'arc périalpin nord pour sa partie occidentale, de régions géographiques défavorables au parasite et pouvant être considérées comme pratiquement indemnes ;

- constatation de l'existence, au moins apparente, de limites mésologiques. C'est la sensibilité de l'unique éco-phase libre du parasite, c'est-à-dire l'oeuf embryonné qui est ici à considérer.

La limite méridionale du cestode est pour beaucoup d'auteurs, de nature xéothermique suggérant une sensibilité de l'oeuf aux températures élevées et à l'ensoleillement. La rareté du parasite dans la plaine d'Alsace, enclave subxéothermique, nous semble, à ce propos, devoir être relevée. Mais l'aire steppique d'Asie centrale, tout comme l'aire subarctique continentale, posent problème à cet égard vu leurs conditions thermiques estivales. La même remarque peut être faite sur le cas humain diagnostiqué en Tunisie. A l'opposé, l'oeuf d'*E. multilocularis* montre une très bonne adaptation aux froids intenses et prolongés. Ceci ne cadre pas avec les limites altitudinales du parasite dans notre région (ou dans les Alpes) et comme il est peu probable que nous soyons en présence d'écotypes plus sensibles au froid, la disparition du parasite au-delà d'environ 500 m dans les Vosges a probablement des causes autres que thermiques.

La limite occidentale océanique semble poser plus de problèmes d'interprétation. Mais il est troublant de constater que dans l'aire subarctique, les régions maritimes (nord de la Scandinavie, est canadien) échappent à la parasitose. De même, pour le poste avancé auvergnat de la zoonose, GILOT *et al.* (1988) n'ont-ils pas montré que dans la région cantalienne le secteur touché, limité, était celui dont le climat est le plus continentalisé ? Les « Hautes Chaumes » des Vosges, qui comportent pour partie des landes subalpines et prairies primaires (situées au-delà de la limite climatique des forêts), seraient, vu la densité des effectifs de micromammifères de certains sites, à étudier de plus près. Toutefois, l'absence du parasite dans la zone subarctique périatlantique, pour partie homologue du point de vue climatique (CARBIENER, 1966), laisse formuler l'hypothèse d'une absence probable du parasite.

D'autres facteurs mésologiques de nature édaphique pourraient également jouer un rôle dans la survie de la phase libre, telle une éventuelle prédation par la microfaune ou flore spécifique d'une catégorie pédologique donnée.

Les couples hôte définitif - hôte intermédiaire sont présents aussi bien dans les secteurs d'endémie que dans les secteurs indemnes. Aussi tend-on souvent à minimiser le rôle joué par les facteurs biotiques, en l'occurrence la structure des écosystèmes et du paysage donc des dynamiques faunistiques correspondantes, concernant aussi bien le renard que les rongeurs. Ce rôle nous semble, au contraire, important. L'on constate en effet que les zones infestées ont, en ce qui concerne ces facteurs biotiques, les propriétés communes suivantes :

- forte dynamique et densité des populations de renard liée aux effets de lisières d'une part et à la présence d'un milieu géologique favorable à l'existence de terriers inexpugnables (en simplifiant beaucoup, l'on peut considérer le renard comme un animal héophile de lisière).

- forte dynamique de population et densité exceptionnelle des principaux micromammifères vecteurs (*Arvicola terrestris*, *Microtus arvalis*, *Clethrionomys glareolus*). Les deux premiers présentent d'une part classiquement de fortes fluctuations ondulatoires de leurs populations, avec phases de pullulation, et constituent de ce fait les effectifs proie quantitativement dominants chez le renard. Or ces espèces sont particulièrement centrées sur les milieux de prairies permanentes mésophiles dont ils constituent l'essentiel de la faune des rongeurs à effectifs très denses. Le campagnol roussâtre (*C. glareolus*) quant à lui représente sans doute le rongeur type des moutons forestiers, des haies et broussailles, donc représentatif des effets de lisière. Il est lui aussi très abondant dans les paysages d'endémie. Or les dynamiques faunistiques des régions primaires, subarctique ou steppique, d'origine de la parasitose sont également marquées par une forte densité du renard entretenue par une faune de micromammifères, elle aussi caractérisée soit par des pullulations cycliques tels celles des campagnols et lemmings de la toundra, soit par de fortes densités telles celles des spermophiles de la steppe.

Si l'on considère la répartition de la parasitose chez le Renard en Europe, on constate que les plus forts pourcentages d'infestation se situent, comme en Alsace, dans les régions d'élevage bovin. C'est le cas des plateaux et basses montagnes de l'ensemble Franche-Comté, Bas-Jura, Est du Bassin Parisien, Lorraine, Jura Souabe, Bavière, Tyrol, Thurgovie, Auvergne...

Les paysages indemnes, à l'inverse, sont caractérisés par une moindre densité des effectifs d'hôtes comme par exemple : les grandes forêts dont les rongeurs principaux sont les mulots à la réceptivité mal connue vis-à-vis des larves d'échinocoque et à faibles effectifs de renards ; les déserts céréaliers (pauvres en renards) ; les zones humides localement riches en rongeurs, hôtes intermédiaires potentiels, mais à équilibres écologiques beaucoup plus complexes et ne comportant, pour partie, du fait de l'inondabilité, ni pullulations de rongeurs, ni forte densité de renards.

Le déterminisme écologique de la répartition d'*E. multilocularis* apparaît ainsi très complexe. La participation respective des facteurs biocénétiques et mésologiques reste à préciser. En utilisant comme marqueur régional l'hôte définitif *Vulpes vulpes* et en comparant l'écologie des paysages des localités infestées et des localités apparemment indemnes, il a été possible de dégager un certain nombre de constatations et d'hypothèses de travail sur ce déterminisme en Alsace. Mais des progrès sont nécessaires dans la connaissance de l'infestation et de l'adaptation des larves du parasite aux hôtes intermédiaires.

Remerciements

Nous remercions, pour leur aide au cours de ce travail, les directeurs des laboratoires des D.S.V. du Bas-Rhin et du Haut-Rhin : Messieurs les Docteurs FERRY et CANTENEUR, Madame le Docteur MANSON ainsi que Nicole MULLER et Rolande SCHMITT, Docteurs en Pharmacie. Nous remercions Madame le Professeur PETAVY pour ses conseils et sa collaboration.

BIBLIOGRAPHIE

- ARTOIS M., STAHL, P., BONNIN, J.L., LEGER, F., MORVAN, P., AUBERT, M., JACQUIER, P. & DEMERSON, J.M., 1986. — Le portage animal d'*Echinococcus multilocularis* en Lorraine et ses conséquences sur la contamination humaine. II. Étude analytique : relations renard-rongeurs et incidence d'*Echinococcus multilocularis*. *Bull. Soc. Franç. Parasitol.*, 4 : 65-72.
- AUBERT, M., JACQUIER, P., ARTOIS, M., BARRAT, M.J. & BASILE, A.M., 1987. — Le portage d'*Echinococcus multilocularis* par le renard (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. Conséquences sur la contamination humaine. *Rec. Méd. Vét.*, 163 : 839-843.
- BRESSON-HADNI, S., MIGUET, J.P., VUITTON, D., MEYER, J.P., BECKER, M.C., DIDIER, D., COCHE, G., WEILL, F., CARBILLET, J.P., LANDECY, G., MANTON, G. & GILLET, M., 1988. — L'échinococcose alvéolaire hépatique humaine. Revue générale à propos de quatre-vingt cas. *Sem. Hôp. Paris*, 64 : 2691-2701.
- CARBIENER, R., 1966. — La végétation des Hautes Vosges dans ses rapports avec les climats locaux, les sols, la géomorphologie. Comparaison avec la végétation subalpine des moyennes montagnes d'Europe occidentale et centrale. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Université de Paris-Orsay : 120 p.
- CARBIENER, R., 1969. — Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe continentale : la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan (*Fraxino-Ulmum* Oberdorfer 1953). Intérêt écologique et biogéographique. Comparaison à d'autres forêts thermophiles. *Vegetatio*, 20 : 97-148.
- CARBIENER, R., 1983. — Le Grand Ried centr'Alsace, écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bull. Ecol.*, 14 : 249-277.
- CARBIENER, R., 1987. — Deux aspects biogéographiques très contrastés de l'Alsace : la grande crête des Vosges et les rives du Rhin. *Les annales de l'Académie d'Alsace*, 46 : 5-11.
- CONTAT, F., PETAVY, A.F., DEBLOCK, S. & EUZEBY, J., 1983. — Contribution à l'étude épidémiologique de l'échinococcose alvéolaire en Haute-Savoie. *Bull. Soc. Franç. Parasitol.*, 1 : 55-58.
- COUDERT, J., EUZEBY, J. & GARIN, J.P., 1970. — Fréquence de *E. multilocularis* chez le renard commun (*Vulpes vulpes*) dans le secteur nord-est de la France. *Lyon Médical*, 224 : 293-298.
- DEBLOCK, S., PETAVY, A.F. & GILOT, B., 1988. — Helminthes intestinaux du Renard commun (*Vulpes vulpes* L.) dans le Massif central (France). *Can. J. Zool.*, 66 : 1562-1569.
- DELATTRE, P., PASCAL, M. & DAMANGE, J.P., 1985. — Vers une stratégie d'étude épidémiologique de l'échinococcose alvéolaire. A propos de cas d'infestation observés chez *Microtus arvalis* P. dans le Doubs (France). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 60 : 389-405.
- DUPONT-VANROELEN, C., 1983. — Épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire en France. Thèse de Doctorat en Pharmacie, Université de Lille II : 56 p.
- GEHU, J.M., 1979. — Pour une approche nouvelle des paysages végétaux. La symphytosociologie. *Bull. Soc. Bot. France, Lettres botaniques*, 126 : 213-223.
- GILOT, B., DOCHÉ, B., DEBLOCK, S. & PETAVY, A.F., 1988. — Éléments pour la cartographie écologique de l'échinococcose alvéolaire dans le Massif Central (France) : essai de délimitation d'un foyer. *Can. J. Zool.*, 66 : 696-702.
- HOUIN, R., DENIAU, M., LIANCE, M. & PUEL, F., 1982. — *Arvicola terrestris*, an intermediate host of *Echinococcus multilocularis* in France : epidemiological consequences. *Int. J. Parasit.*, 12 : 593-600.
- HOUIN, R. & LIANCE, M., 1983. — L'échinococcose alvéolaire en France. *Bull. Epid. Hebdomadaire*, 45 : 2-3.
- HOUIN, R., PUEL, F., BREUIL, J. & LIANCE, M., 1984. — *Echinococcus multilocularis* : Rôle des Rongeurs en tant qu'hôtes intermédiaires et réservoirs du parasite. In : *Colloque Pathologie et Mammifères sauvages*, Créteil 20-21 octobre 1984 : 107-117.
- HOUIN, R., RENAUD, F., PONTENGNE, L. & LIANCE, M., 1986. — Approche iso-enzymatique de quelques stocks d'*Echinococcus multilocularis*. *Bull. Soc. Franç. Parasitol.*, 4 : 77-78.
- JONAS, D. & HAHN, W., 1984. — Nachweis von *Echinococcus multilocularis* bei Füchsen in Rheinland-Pfalz. *Prakt. Tierarz.*, 65 : 67-69.
- MULLER, N., 1987. — Les helminthes intestinaux du Renard roux (*Vulpes vulpes*) dans le Haut-Rhin. Thèse de Doctorat en Pharmacie, Université de Strasbourg I : 54 p.
- PETAVY, A.F. & DEBLOCK, S., 1983. — Connaissance du foyer auvergnat d'échinococcose alvéolaire. Recherche de l'hôte intermédiaire, description des lésions. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 58 : 439-453.
- PETAVY, A.F., DEBLOCK S. & GILOT, B., 1984. — Infestation naturelle de *Microtus arvalis* (Rongeur Microtuté) en Auvergne par la larve du Cestode *Echinococcus multilocularis*. *Bull. Soc. Franç. Parasitol.*, 3 : 113-114.
- RICHARD, S., 1987. — L'échinococcose alvéolaire en Alsace. Thèse de Doctorat en Pharmacie, Université de Strasbourg I : 62 p.
- SCHMITT, R., 1988. — Les helminthes intestinaux du Renard roux (*Vulpes vulpes*) en Alsace. Thèse de Doctorat en Pharmacie, Université de Strasbourg I : 50 p.
- ZEYHLE, E., 1982. — Die Verbreitung von *Echinococcus multilocularis* in Südwestdeutschland. In : BAHR, R. (ed.), *Probleme der Echinokokkose unter Berücksichtigung parasitologischer und klinischer Aspekte, (Aktuelle Probleme in Chirurgie und Orthopädie, Band 23)*. Verlag Hans Huber, Bern : 26-32.

STRATÉGIES DE RENCONTRE HÔTES-PARASITES EN MILIEU AQUATIQUE : L'EXEMPLE DES TRÉMATODES DIGÉNÉTIQUES MARINS

par Pierre BARTOLI*

Centre d'Étude des Ressources Animales Marines (C.E.R.A.M.), Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme
Université d'Aix-Marseille III — F — 13397 MARSEILLE Cedex 13

MOTS-CLÉS : Adaptations - Cercariae - Cibles - Méditerranée
- Rencontre - Stratégies - Trématodes digénétiques.

KEY-WORDS : Adaptations - Cercariae - Mediterranean - Meeting-
Strategies - Target hosts - Digeneric Trematodes.

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

L'auteur passe en revue les diverses solutions qui ont été sélectionnées par les Trématodes digénétiques marins pour assurer la rencontre entre les cercariae et leur deuxième hôte intermédiaire. Les difficultés de cette rencontre sont fonction de l'éloignement des cibles. Lorsque ces derniers vivent au même niveau que les Mollusques premiers hôtes, les stratégies les plus diverses sont retenues : selon les espèces de Digènes, les cercariae restent dans l'hôte dans lequel elles sont engendrées, ou bien gagnent le milieu extérieur. On observe alors des cas où les cercariae sont dans l'incapacité de nager : elles restent au lieu même où elles sont émises, attendant l'arrivée de la cible. D'autres au contraire se déplacent de façon plus ou moins efficace, et selon des modalités variées, en direction de la cible. Certaines espèces de Digènes ont sélectionné des cibles nectoniques. Dans ces conditions, la rencontre est réalisable dès lors que les cercariae se placent sur la même strate que leurs hôtes-cibles. Les larves sont ensuite aspirées avec les courants branchiaux des hôtes. Une étape plus difficile est franchie avec la conquête de cibles épipélagiques : dans ce cas, le succès de la rencontre repose sur l'acquisition par les cercariae d'une puissante et volumineuse queue. Cette dernière assure, soit l'exploitation intense de la strate superficielle afin d'y découvrir la cible, soit l'attraction de la cible elle-même en vue d'une prédation du parasite. Plus difficile encore est la conquête de deuxièmes hôtes vivant dans le médiolittoral ou le supralittoral. La rencontre devient possible en raison d'adaptations originales des cercariae. Celles-ci sont capables de ramper sous l'interface, utilisant même comme flotteur une bulle d'air emprisonnée dans la ventouse orale. Les cercariae sont ainsi repoussées vers la grève le long de laquelle elles s'accumulent, attendant l'arrivée des cibles. La situation la plus exceptionnelle est sans doute celle de ce Digène dont les cercariae sont directement projetées avec les embruns vers leur hôte, en dehors du milieu aquatique.

Les Trématodes digénétiques sont des parasites hétéroxènes. Leur cycle de vie comporte généralement trois hôtes : un définitif dans lequel le parasite se reproduit de

SUMMARY (Review scientific paper)

*Hosts-parasites meeting strategies in the aquatic medium.
The case of the marine digenetic trematodes*

The author sums up the various modes adopted by marine Digeneric trematodes to ensure that cercariae encounter their second intermediate host. The degree of difficulty of this encounter depends on the distance to the target hosts. When the latter inhabit the same levels as the Molluscan primary hosts, a wide range of strategies is used, depending on the Digenean species under investigation : the cercariae can either remain inside that the host where they were first produced, or else they are leave the host. In some cases, cercariae are unable to swim and therefore remain at the place where they first left the Mollusc, waiting for target hosts to reach them. Others, on the contrary, swim in various manners and with variable degrees of efficiency towards the target hosts. Some species of Digenean have nectonic targets. In this case, targets can be encountered as soon as the cercariae reach the same level as the target hosts. Larvae are then sucked up by the hosts' branchial currents. Reaching the target is more difficult when the hosts are epipelagic : in order to succeed in this case, the cercariae need to possess a large, powerful tail. This appendage makes it possible for cercariae to either intensively search the superficial water in order to discover the target, or to actually attract the target which is searching for prey. The conquest of second hosts living at the mediolittoral or supralittoral levels is even more difficult. It is nevertheless possible thanks to some original strategies devised by cercariae, which are able to crawl under the interface, using an air bubble imprisoned in their oral sucker as a floating device. In this way, the cercariae are gradually pushed towards the shore, along which they accumulate, awaiting their target. The most ingenious strategy is certainly that observed in one Digenean species where the cercariae are projected out of the aquatic medium with the sea-spray towards their larger hosts.

manière sexuée et deux hôtes intermédiaires dans lesquels le Digène se trouve sous une forme larvaire. Alors que l'infestation de l'hôte définitif s'opère par prédation du deuxième hôte contaminé, celle des hôtes intermédiaires se réalise le plus souvent par le moyen de stades infestants libres : miracidiums pour le premier hôte, cercariae pour le second. C'est cette rencontre entre cercariae et le deuxième hôte qui fait l'objet de cette étude.

* Conférence prononcée lors du colloque «Écologie et Parasitisme» organisé par la Société d'Écologie les 26 et 27 janvier 1989

La rencontre des formes infestantes libres avec l'hôte approprié ne peut s'opérer que dans le lieu où ces deux catégories d'organismes sont présentes simultanément. Dans la plupart des cas, cette rencontre est le fait non de l'hôte, mais du parasite lui-même. Les cercaires se déplacent en effet en direction de leur cible en ayant recours aux mouvements de leur queue, celle-ci jouant le rôle d'un organe locomoteur.

Chez les Trématodes digénétiques, le premier hôte est invariablement un Mollusque. Dans le milieu marin, ce Mollusque est soit un Prosobranché soit un Lamellibranché puisque ni les Céphalopodes, ni les Hétéropodes ou les Préropodes n'ont été signalés comme premiers hôtes pour les Digènes. Les Mollusques premiers hôtes intervenant dans le cycle évolutif des Trématodes marins correspondent donc toujours à des organismes infodés au substrat. Dans ces conditions, la solution la plus simple pour les Digènes marins réside dans le choix de cibles benthiques, donc d'organismes vivant au même niveau que les hôtes émetteurs. Au contraire, la solution la plus complexe consiste à sélectionner des cibles proches de l'interface. Entre ces deux situations extrêmes s'intercalent évidemment plusieurs étapes intermédiaires.

La conquête de deuxième hôtes vivant de plus en plus loin du substrat n'a pu se réaliser qu'à la faveur de la sélection d'un comportement précis des cercaires ainsi que par la mise à profit de particularités éthologiques des cibles. La conjonction de ces deux propriétés a pour résultat le plein succès de la rencontre hôte-parasite. Nous illustrerons les diverses étapes d'une telle conquête par des exemples pris parmi les Trématodes digénétiques de Méditerranée occidentale.

I — LES CIBLES SE RÉPARTISSENT DANS LA STRATE BENTHIQUE

Deux stratégies différentes sont observées parmi les cercaires marines. Dans l'un des deux cas les larves restent à l'intérieur du Mollusque premier hôte, dans l'autre elles sont libérées dans le milieu extérieur.

1. LES CERCAIRES NE PRÉSENTENT PAS DE PHASE LIBRE

Chez certains Digènes, le Mollusque premier hôte entre dans la chaîne alimentaire de l'hôte définitif. La sortie des cercaires dans le milieu extérieur pour rechercher une cible qui soit en même temps une proie pour l'hôte définitif s'avère donc superflue. Les cercaires s'enkystent alors sur place, à l'intérieur des sporocystes dans lesquels elles ont été engendrées. Le deuxième hôte étant confondu avec le premier, il en résulte un cycle évolutif abrégé. Ce type de stratégie peut être observé chez plusieurs espèces de la famille des Microphallidés. Sur le littoral méditerranéen français, ces Digènes sont tous des parasites de Prosobranchés du genre *Hydrobia* (in DEBLOCK, 1980).

EXEMPLE : *Microphallus brevitatus* Deblock et Maillard, 1975 parasite de *Hydrobia ventrosa*. Languedoc (DEBLOCK et MAILLARD, 1975).

2. LES CERCAIRES ONT UNE PHASE LIBRE

Dans la plupart des cas, les cercaires sont émises dans le milieu extérieur. Parvenues hors du Mollusque émetteur, les cercaires ne présentent pas toutes un même comportement : les unes nagent, les autres non.

A. Les cercaires ne nagent pas

Les cercaires de certains Digènes sont dépourvues de queue (cercaires acerques) ou n'en possèdent qu'un rudiment (cercaires microcerques, cercaires cotylucerques). Dans ces conditions, la nage devient impossible et les larves en sont réduites à attendre passivement l'arrivée de leurs cibles. Dès lors, la rencontre cercaire-deuxième hôte dépend des seules activités cinétiques de ce dernier.

a) Parmi les Digènes qui ont opté pour une telle stratégie, la plupart ont sélectionné des premiers et des deuxième hôtes erratiques. Le brassage des territoires de chaque individu facilite la rencontre cercaires-cibles. Les Opécoelidés et les Zoogonidés se rangent dans cette catégorie de parasites.

EXEMPLE d'Opécoelidés : *Cainocreadium labracis* (Dujardin, 1845) (Fig. 1). Selon MAILLARD (1971, 1974, 1976), le cycle de développement de ce Digène admet comme premier hôte *Gibbula adamsi* et comme deuxième hôtes de petits Téléostéens benthiques, principalement des Gobiidés.

b) Beaucoup plus rarement, le premier hôte est un organisme sessile. Ce lourd handicap est compensé par une exceptionnelle longévité des cercaires qui sont capables d'attendre pendant plusieurs semaines et même plusieurs mois, l'arrivée de la cible (MARTINEZ, 1972) (dans les cas habituels, la durée de vie des cercaires dépasse rarement trois à quatre jours).

EXEMPLE : *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) (Fig. 2). Premier hôte intermédiaire : *Mytilus galloprovincialis*. Dans la région de Sète, les cibles sont représentées par les Polychètes errantes (MARTINEZ, 1972). En Provence, PRÉVOT (1965) signale parmi les autres cibles de ce Digène *M. galloprovincialis*, *Patella coerulesa* et *Acanthochites discrepens*. Ces premier et deuxième hôtes étant fort peu mobiles, la rencontre cercaires-cibles devient dès lors problématique.

B. Les cercaires nagent

Dans la plupart des cas, les cercaires partent à la recherche de leur cible en nageant. On observe alors toute une évolution dans l'efficacité de la nage, celle-ci allant de pair avec un perfectionnement croissant de la queue.

a) La nage est peu efficace

Dès que les cercaires émergent du Mollusque premier hôte, la plupart d'entre elles sont aussitôt réaspirées à travers le siphon inhalant et s'y enkystent. La phase libre est donc très courte. Il y a reconquête du premier hôte en tant que cible.

EXEMPLE : *Paratimoma gubii* Prévot et Bartoli, 1967 (Fig. 3). Le Lamellibranché *Abra ovata* représente à la fois le premier et le deuxième hôte intermédiaire (MAILLARD 1975 et 1976).

b) Accroissement de l'efficacité natatoire

Le perfectionnement de la nage permet aux cercaires de

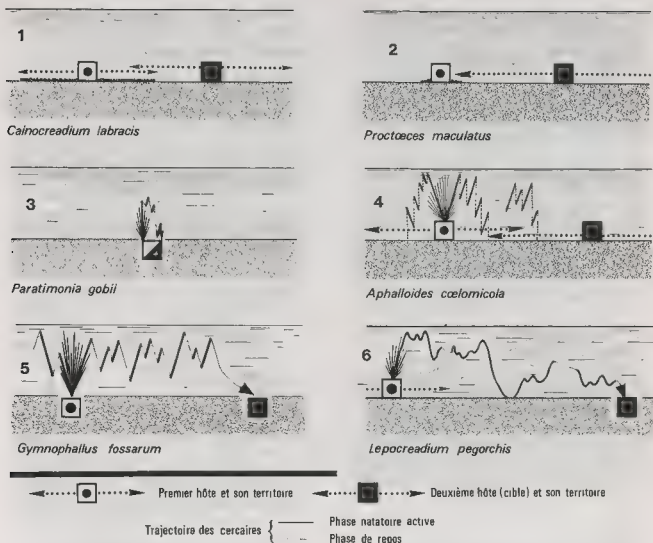


FIG. 1. à 6. — Les cibles occupent la strate benthique

En 1 et 2, les cercaires ne nagent pas ; elles attendent l'arrivée de la cible. A partir de 3, les cercaires nagent pour aller chercher leur cible. En 3, la nage est peu efficace et la plupart des cercaires sont aspirées par l'hôte émetteur. En 4 les cercaires se recroquevillent sur elles-mêmes pendant les périodes de repos d'où une chute rapide. En 5, les cercaires s'étendent lors des phases de repos d'où un plus grand étalement de la trajectoire. En 6, la nage devient très efficace en raison d'une activité natatoire se produisant aussi bien à la montée qu'à la descente.

The target hosts are benthics.

In 1 and 2, the cercariae do not swim and await the target. From 3 onwards, the cercariae swim towards their target. In 3, cercariae are poor swimmers and most of them are sucked back by the first host. In 4, the cercariae roll up tightly during rest-periods and consequently soon sink in the water. In 5, the cercariae spread out during rest-periods, so that they sink more gradually. In 6, the cercariae swim very efficiently because they swim constantly in both the upward and downward directions.

s'éloigner notablement de l'hôte émetteur pour atteindre des cibles plus lointaines. Cette nage consiste en une alternance de phases actives pendant lesquelles la cercaire s'élève, et de périodes de repos au cours desquelles la larve redescend en raison de la gravité. Mais l'amélioration de la nage passe aussi par une meilleure exploitation de la phase passive de descente. A cet égard, deux stades peuvent être distingués :

- Au cours de la période de repos, les cercaires de certains Digènes se laissent tomber sans freiner leur chute. Parvenues sur le substrat, les larves attendent l'arrivée de leur cible.

EXEMPLE : *Aphalloides coelomicola* Dollfus, Chabaud et Golvan, 1957 (Fig. 4). Le premier hôte est représenté par *Hydrobia ventrosa* ; la cible, d'ailleurs confondue avec l'hôte définitif (raccourcissement du cycle évolutif), correspond au Téléostéen *Pomatoschistus microps* (in MAILLARD 1973 et 1976).

- au contraire, les cercaires d'autres Digènes freinent leur chute en étalant le plus possible leur corps et leur queue. Il en résulte une meilleure dispersion. La trajectoire, essentiellement localisée «entre deux eaux», favorise au dernier mo-

ment l'aspiration passive des cercaires par les courants respiratoires des cibles (Lamellibranches, Prosobranches, Crustacés, Annelides, Poissons). De nombreux Digènes peuvent être rangés dans cette catégorie, en particulier les Gymnophallidés, des Echinostomatidés, des Microphallidés, etc..

EXEMPLE : *Gymnophallus fossarum* Bartoli, 1966 (Fig. 5). Le premier hôte est *Scrobicularia plana* ; les cibles sont des Lamellibranches divers : *Cerastoderma glaucum*, *Venerupis aurea*, *Ruditapes decussata*, etc.. (BARTOLI 1972, 1973, 1974 ; BARTOLI et COMBES, 1986).

c) Grande efficacité natatoire

Chez certains Digènes, la nage des cercaires devient très efficace en raison de l'acquisition d'une queue plus importante. La trajectoire de ces organismes correspond à une suite, non seulement de montées, mais aussi de descentes actives, entrecoupées de quelques périodes de repos au cours desquelles le corps et la queue sont étalés au maximum d'où un ralentissement de la chute. Parvenues sur le substrat, les cercaires peuvent s'en libérer à nouveau.

EXEMPLE : *Lepocreadium pegorchi* (Stossich, 1900) (Fig. 6)

Les premiers hôtes sont les Prosobranches *Sphaeronassa mutabilis* ou *Amyclina corniculum*, les cibles divers Lamellibranches comme *Cerastoderma glaucum*, *Venerupis aurea*, etc.. (BARTOLI 1966 b, 1967, 1983).

En conclusion, la nage apparaît comme un facteur assurant la dispersion des éléments infestants. D'autres acquisitions telles le phototropisme positif et le géotropisme négatif (ce dernier se manifeste essentiellement au tout début de la phase libre) accentuent cette dissémination.

II. LES CIBLES VIVENT EN PLEINE EAU

Plusieurs espèces de Digènes exploitent des deuxièmes hôtes nectoniques. Une telle conquête s'est réalisée à la faveur de la sélection de comportements natatoires particuliers de leurs cercaires. Ceux-ci relèvent de deux stratégies différentes.

1. LES CERCAIRES NE NAGENT PAS

Les cercaires des Bucéphalidés ne nagent pas. Par contre, on observe chez elles une remarquable aptitude à flotter et à se laisser entraîner par les courants. Les deux très longs fourchons caudaux freinent la chute, et grâce à leurs nombreuses cellules adhésives, s'agrippent à tout ce qui les effleure. C'est au cours de ce transport passif que peut s'opérer la rencontre avec les cibles nectoniques. Dans le cas où la rencontre n'a pu se réaliser, les cercaires finissent par tomber sur le substrat. Là, elles conservent encore la capacité d'entrer en contact avec les cibles benthiques. Les deuxièmes hôtes correspondent donc à des organismes qui sont à la fois nectoniques et benthiques.

EXEMPLE : *Labratrema minimus* (Stossich, 1887) (Fig. 7). Premier hôte intermédiaire : *Cerastoderma glaucum*. Cibles nectoniques : Téléostéens Athérinidés ou Mugilidés ; cibles benthiques : Gobiidés (MAILLARD 1975 b, 1976).

2. LES CERCAIRES NAGENT

Chez quelques espèces de Digènes, les cercaires flottent plus ou moins pendant les périodes de repos qui succèdent aux phases de nage active. Ces stades infestants évoluent donc en permanence dans la strate occupée par les Poissons nectoniques. Ces derniers les aspirent avec les courants respiratoires engendrés par leur pharynx branchial.

EXEMPLE : *Cardiocephalus longicollis* Szidat, 1928 (Fig. 8). Premier hôte : *Amyclina corniculum* ; hôtes cibles : *Diplodus annularis*, *D. vulgaris*, *Sarpa salpa*, *Lithognathus mormyrus* (PRÉVOT et BARTOLI, 1980).

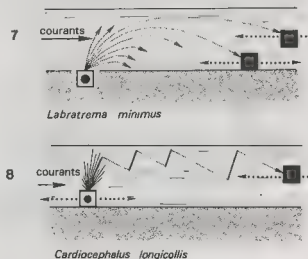


FIG. 7 et 8 : Les cibles vivent en pleine eau.

En 7, les cercaires ne nagent pas mais flottent et sont emportées par les courants. Elles peuvent rencontrer des cibles nectoniques pendant leur transport ou des cibles benthiques en fin de course. En 8, les cercaires se maintiennent entre deux eaux grâce à une relative flottaison pendant les périodes de repos.

Targets living in open waters.

In 7, the cercariae do not swim but float and are carried along by currents. In this way, they can encounter either nectonic targets while being transported, or benthic targets on arrival. In 8, the cercariae remain at medium depth by floating more or less during the rest-periods.

III — LES CIBLES VIVENT PRÈS DE L'INTERFACE

Lorsque les cibles se répartissent à proximité de l'interface, la distance séparant les hôtes émetteurs des seconds hôtes intermédiaires s'accroît considérablement. Le choix de cibles vivant à des niveaux aussi superficiels s'avère indispensable lorsque les adultes des Digènes impliqués parasitent des Oiseaux. Nous distinguerons les cibles animales des cibles végétales.

1. LES CIBLES ANIMALES

Ces cibles correspondent à des organismes épépélagiques. Dans tous les cas, les cercaires des Digènes impliqués gagnent la strate superficielle sous l'effet d'un géotropisme intensément négatif et d'un phototropisme très fortement positif, propulsées par une queue démesurée et extraordinairement puissante. Ces cercaires développent deux stratégies distinctes.

a) Une intense et permanente exploitation de la strate superficielle grâce à une nage ininterrompue. Les derniers moments de la rencontre des cercaires avec les organismes planctoniques superficiels relèvent du seul hasard.

EXEMPLE : *Cercaria setifera* Monticelli, 1914 (Lepocreadiées) (Fig. 9). Hôte émetteur : *Conus ventricosus*. Les cibles, inconnues, font partie de l'épépélant (BARTOLI, 1984 ; BARTOLI et COMBES, 1986).

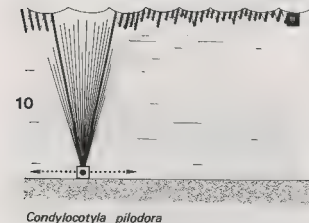
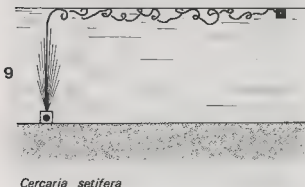


FIG. 9 et 10. — Les cibles vivent près de l'interface.

En 9, les cercaires explorent sans interruption la strate superficielle à la recherche de cibles épépélantiques. En 10, les cercaires heurtent sans cesse l'interface ; elles sont l'objet d'une prédation par les cibles épépélantiques planctonophages.

Targets living near the interface.

In 9, the cercariae continuously explore the superficial level, searching for epipelagic target hosts. In 10, they repeatedly collide with the interface ; they are eaten by predatory planctonivorous epipelagic target hosts.

b) pour certaines cercaires, une autre stratégie consiste, non point à se diriger vers les cibles, mais au contraire à attirer celles-ci vers elles. Grâce à leur énorme queue (cercaires macrocerques), les cercaires sont rapidement propulsées vers la surface aussitôt après leur émergence. Dès que l'une d'entre elle heurte l'interface, elle s'immobilise ; elle retombe alors. Quelques instants plus tard, l'activité nata-toire reprend et la cercaire remonte jusqu'à ce qu'elle touche à nouveau l'interface ; elle s'immobilise alors puis retombe. Il y a donc un va-et-vient incessant dans la strate superficielle, là où précisément évoluent les cibles. Les mouvements de l'énorme queue ainsi que la couleur violacée de celle-ci (comme beaucoup d'organismes planctoniques ! Les couleurs sont exceptionnelles chez les cercaires !) ont pour résultat d'attirer l'attention des Poissons microphages épépélantiques qui dévorent alors la cercaire comme s'il s'agissait d'une proie. Ce phénomène de favorisation a reçu le nom de mimétisme de proie (COMBES, 1980).

EXEMPLE : *Condyllocotyla pilodora* Pearson et Prévot, 1985 (Fig. 10). Premier hôte : *Cerithium vulgatum* ; hôte cible : *Belone belone* (PEARSON et PRÉVOT, 1985).

2. LES CIBLES VÉGÉTALES

Dans la partie supérieure de l'étage infralittoral, les substrats rocheux exposés à un hydrodynamisme important représentent le biotope dans lequel s'épanouissent diverses espèces d'Algues du genre *Cystoseira* (*C. stricta*, *C. fimbriata*, *C. crinata*) associées aux Vermets, *Vermetus triquetus*. Ces prosobranches sessiles représentent le premier hôte intermédiaire du Digène *Aporchis massiliensis* dont les adultes parasitent le Goéland leucopnée, *Larus cachinnans michaelis*. En raison de la grande turbulence du milieu, les cercaires de ce Trématode ne nagent pas mais rampent sur le substrat. Très sensibles aux contacts, celles-ci se fixent sur tout ce qui les effleure. Elles s'accrochent ainsi aux frondes algales sans

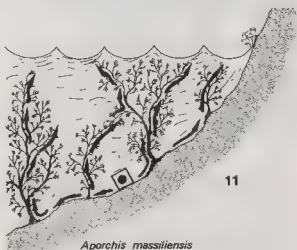


FIG. 11. — Les cibles sont représentées par les frondes algales. Les cercaires rampent le long des thalles des Cystoseires ; parvenues à leur extrémité, elles s'encystent.

Targets consisting of algae fronds.

The cercariae move along the thalli of *Cystoseira* spp. On reaching the extremities, they encyst.

cesse en mouvement sous l'effet du flux et du reflux. Un culminotopisme (PRÉVOT 1974) pousse ces larves vers l'apex des Cystoseires où elles s'enkystent alors (Fig. 11). Les Goélands leucophées se contaminent à leur tour en mangeant les extrémités tendres de ces végétaux (PRÉVOT 1969, 1971 a, 1974 ; BARTOLI et PRÉVOT, 1976).

IV — LES CIBLES VIVENT DANS LE MÉDIOLITTORAL

La conquête de cibles vivant dans l'étage médiolittoral constitue un pas supplémentaire dans la difficulté de la rencontre hôte-parasite puisque la distance séparant le Mollusque émetteur des deuxièmes hôtes s'accroît encore.

Dans le même biotope que celui dont il vient d'être question dans le paragraphe précédent, *Vermetus triquetus* est encore le premier hôte d'un autre Digène du Goéland leucophée, *Microphallus pachygrapsi* Deblock et Prévot, 1968. La cible de ce parasite est constituée par le Décapode *Pachygrapsus marmoratus* qui vit dans le médiolittoral. Dès leur émergence, les cercaires rejoignent la surface et s'y maintiennent en rampant à la face inférieure de l'interface. Le vent et les vagues les dispersent mais sur le grand nombre, plusieurs finissent par s'accumuler sur le bord, là où précisément se répartissent les cibles (Fig. 12). Les cercaires sont ensuite aspirées par les courants branchiaux de leur hôte (PRÉVOT 1971 b, 1974).

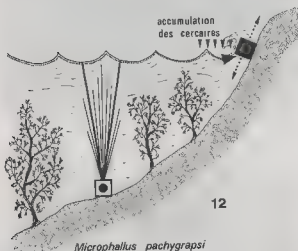


FIG. 12. — Les cibles vivent dans le médiolittoral.

Les cercaires montent à la surface et sont ensuite transportées par les vagues vers la rive où elles s'accumulent. Elles sont alors aspirées par les courants branchiaux des cibles qui vivent là.

Targets inhabiting the mediolittoral level.

The cercariae rise to the surface and are then carried by the waves to the shore where they accumulate. They are then sucked up by the hosts' branchial currents.

V — LES CIBLES VIVENT DANS LE SUPRALITTORAL

Cette situation extrême est à la frontière à la fois du domaine marin et du milieu aquatique. Dès lors, la distance séparant les Mollusques émetteurs des deuxièmes hôtes est maximale. Ce sont pourtant de telles cibles qui ont été sélectionnées par le Digène *Maritrema misenensis* (Palombi, 1940) dont les adultes évoluent chez *Charadrius alexandrinus* et *C. hiaticula* (Oiseaux Charadriiformes). Des trésors d'ingéniosité sont déployés pour rendre possible la rencontre entre des organismes aussi éloignés les uns des autres. Dès leur émergence, les cercaires gagnent la surface puis rampent à la face inférieure de l'interface en emprisonnant une microbulle d'air dans la cavité de leur ventouse orale. Les cercaires sont ensuite dispersées par les vagues et les courants mais un certain nombre d'entre elles finissent par être rejetées sur les rives. Ces rives sont éloignées parfois de plusieurs centaines de mètres de la source émettrice ! Les derniers moments de la rencontre hôte-parasite obéissent à des stratégies différentes suivant le milieu dans lequel se déroule le cycle biologique de ce Digène.

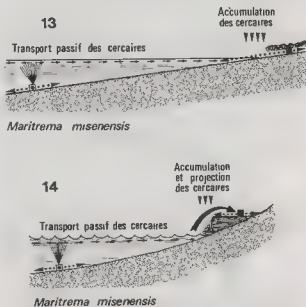


FIG. 13 et 14. — Les cibles vivent dans le supralittoral.

Les cercaires rejoignent la surface puis sont passivement entraînées par les vagues vers la rive. En 13, sur les bords calmes des lagunes, la rencontre se réalise lorsque les cibles s'immergent périodiquement. En 14, sur les rives plus agitées des lagunes, les cercaires sont projetées par les vagues vers les cibles, dans le supralittoral.

Targets inhabiting the supralittoral level.

The cercariae rise to the surface and are then passively transported by the waves to the shore. In 13, on the edges of calm lagoons, encounters occur with periodically immersed target hosts. In 14, on more agitated lagoon edges, cercariae are projected by the waves towards targets inhabiting the supralittoral level.

1. Le milieu lagunaire calme (Fig. 13)

Là, le premier hôte intermédiaire est *Cerithium mediterraneum* et les cibles sont représentées par l'Amphipode *Orchestia mediterranea*. Ces derniers vivent dans le supralittoral, sous les accumulations de feuilles mortes de *Cymodocea nodosa* abandonnées là par les hautes eaux. Or ces laisses ne retiennent pas longtemps l'humidité (laisses à dessiccation rapide selon PÉRES et PICARD, 1964), ce qui oblige ces Crustacés à s'immerger périodiquement. C'est donc en franchissant l'interface que les hôtes rencontrent les parasites. Dans ce cas, c'est la cible qui se déplace vers le parasite (BARTOLI et PREVOT, 1978 et 1986 ; BARTOLI et COMBES, 1986 ; BARTOLI, 1986).

2. Les bords agités des lagunes (Fig. 14)

A la limite du milieu lagunaire, là où l'hydrodynamisme devient plus important, les premiers hôtes intermédiaires de *Maritrema misenensis* sont *Cerithium rupestre* et les cibles *Orchestia montagu*. Ces dernières vivent dans le supralittoral, dans les strates supérieures des banquettes de feuilles mortes de *Posidonia oceanica* accumulées lors des tempêtes. Ces Amphipodes ne quittent pas cet habitat car il ne se dessèche pas, tout au plus seulement à la surface (laisses à dessiccation lente, selon PÉRES et PICARD, 1964). Ce sont alors les vagues qui projettent directement sur les cibles les cercaires adhérentes aux embruns. Ainsi, le parasite change d'écosystème sans avoir recours à un hôte intermédiaire ce qui est exceptionnel pour un organisme aquatique. La rencontre hôte parasite s'effectue en dehors du milieu marin, dans l'étage supralittoral, ce qui représente un cas absolument unique pour une cercaire marine (BARTOLI et PREVOT 1978 et 1986 ; BARTOLI et COMBES, 1986 ; BARTOLI 1986).

CONCLUSIONS

Tout laisse supposer que la situation primitive correspondait à des parasites digéniens évoluant dans des cibles vivant à proximité du Mollusque premier hôte. Chez de tels Trématodes, la rencontre des cercaires avec leur hôte met en œuvre des comportements simples, essentiellement de type natatoire. La mise en présence de ces stades infestants avec leur cible relève d'une stratégie de type r. La quantité de larves produites est énorme mais leur rencontre avec les deuxièmes hôtes intermédiaires obéit aux seules lois du hasard.

La conquête d'hôtes intermédiaires vivant à des niveaux de plus en plus éloignés de la strate benthique s'est avérée indispensable lorsque les Digènes adultes ont été recrutés par les Oiseaux non plongeurs. De telles situations, beaucoup plus complexes, ont impliqué la sélection de caractères adaptatifs très particuliers chez les Helminthes. Ces caractères intrinsèques des parasites, et certaines particularités éthologiques de l'hôte, agissant dans le même sens, l'ensemble concourant au succès de la rencontre. Ainsi, de tels parasites se révèlent le plus souvent comme des stratégies de type K : le nombre de cercaires essayées se réduit, mais des mécanismes de favoritisation assurent la réussite de la rencontre hôtes-parasites.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTOLI, P., 1966 a. — Développement expérimental d'une métacercarie nouvelle de la famille des *Gymnophallidae* Morozov, 1955 (*Trematoda*: *Digena*), parasite de Lamellibranches marins. *Bull. Soc. Zool. France*, 90 : 571-580.
- BARTOLI, P., 1966 b. — Sur le cycle vital de *Lepocreadium pegorchis* (Stossich, 1900) M. Stossich, 1903 (*Trematoda*, *Digena*, *Lepocreadiidae*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263 : 1398-1400.
- BARTOLI, P., 1967. — Étude du cycle évolutif d'un Trématode peu connu : *Lepocreadium pegorchis* (Stossich, 1900) (*Trematoda*, *Digena*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 42 : 605-619.
- BARTOLI, P., 1972. — Les cycles biologiques de *Gymnophallus nereicola* J. Rebecq et G. Prevot, 1962 et de *G. fossarum* P. Bartoli, 1965, espèces jumelles parasites d'Oiseaux de rivages marins (*Trematoda*, *Digena*, *Gymnophallidae*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 47 : 193-225.
- BARTOLI, P., 1973. — La pénétration et l'installation des Cercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (*Digena*, *Gymnophallidae*) chez *Cardium glaucum* Bruguière. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, n° 117, Zoologie, 91 : 319-334.
- BARTOLI, P., 1974. — Recherches sur les *Gymnophallidae* F.N. Morozov, 1955 (*Digena*), parasites d'Oiseaux des côtes de Camarque : systématique, biologie et écologie. Thèse de Doctorat ès Sciences. Université de Droit, d'Économie et des Sciences d'Aix-Marseille, n° CNRS AO 9429 : 338 p.
- BARTOLI, P., 1983. — Populations ou espèces ? Recherches sur la signification de la transmission de Trématodes *Lepocreadiinae* (R. Odhner, 1905) dans deux écosystèmes marins. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 58 : 117-139.
- BARTOLI, P., 1984. — Redescription de *Cercaria setifera* F.S. Monticelli, 1914 (nec J. Müller) (*Trematoda*) parasite de *Conus ventricosus* Hwass ; comparaison avec quelques cercaires ophtalmotrichocercs de Méditerranée occidentale. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 59 : 161-176.
- BARTOLI, P., 1986. — Rôle favorisant de l'hydrodynamisme dans la contamination des deuxièmes hôtes intermédiaires de *Maritrema misenensis* (A. Palombi, 1940) (*Digena*, *Microphallidae*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 61 : 35-41.
- BARTOLI, P. et COMBES, C., 1986. — Stratégies de dissémination des cercaires de Trématodes dans un écosystème marin littoral. *Acta Oecologica (Oecol. gener.)*, 7 : 101-114.
- BARTOLI, P. et PREVOT, G., 1976. — Relations entre le profil du liseré côtier, les ressources alimentaires et le parasitisme de *Larus argentatus* par deux espèces de Trématodes. *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros*, 2 : 29-38.
- BARTOLI, P. et PREVOT, G., 1978. — Recherches écologiques sur les cycles évolutifs de Trématodes dans une lagune de Provence (France). II. Le cycle de *Maritrema misenensis* (A. Palombi, 1940). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 53 : 181-193.
- BARTOLI, P. et PREVOT, G., 1986. — Stratégies d'infestation des hôtes cibles chez les Trématodes marins parasites de *Larus cachinnans* michaëllis de Provence. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 61 : 533-552.
- COMBES, C., 1980. — Les mécanismes de recrutement chez les Métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie et Milieu*, 30 : 55-63.
- DEBLOCK, S., 1980. — Inventaire des Trématodes larvaires parasites des Mollusques *Hydrobia* (Prosobranchies) des côtes de France. *Parasitologia*, 32 : 1-105.
- DEBLOCK, S. et MAILLARD, C., 1975. — Contribution à l'étude des *Microphallidae* Travassos, 1920 (*Trematoda*). XXXII. *Microphallus breviusculus* n.sp. espèce à cycle évolutif abrégé originaire d'un étang méditerranéen du Languedoc. *Acta Tropica*, 32 : 317-326.

- DEBLOCK, S., et PREVOT, G., 1968. — Contribution à l'étude des Microphallidés Travassos, 1920 (*Trematoda*). XVII. *Microphallus pachygrapsi* n. sp., adulte expérimental d'une métacercarie de *Pachygrapsus marmoratus* Stemp. (Crustacé Brachyopode). *Bull. Soc. Zool. France*, 93 : 603-610.
- MAILLARD, C., 1971. — Cycle évolutif de *Cainocreadium labracis* (Dujardin, 1845) *Trematoda Alloeocreadidae*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 272 : 3303-3306.
- MAILLARD, C., 1973. — Mise en évidence du cycle évolutif abrégé d'*Aphalioides coelomicola* Dollfus, Chabaud et Golvan, 1957 (*Trematoda*). Notion d'hôte historique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 277 : 317.
- MAILLARD, C., 1974. — Rôle du comportement de la cercarie et du deuxième hôte intermédiaire dans la répartition des métacercaires intramusculaires. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 234, Zoologie, 158 : 899-903.
- MAILLARD, C., 1975 a. — Cycle évolutif de *Paratimonia gobi* Prévot et Bartoli, 1967. (*Trematoda, Monorchidae*). *Acta Tropica*, 32 : 327-333.
- MAILLARD, C., 1975 b. — *Labratrema iumirandi* (Carrère, 1937) (*Trematoda, Bucephalidae*) parasite de *Dicentrarchus labrax*. Création du genre *Labratrema*. Cycle évolutif. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 283, Zoologie, 193 : 69-80.
- MAILLARD, C., 1976. — *Distomatoses de Poissons en milieu lagunaire*. Thèse de Doctorat ès Sciences. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, n°CNRS AO 12304 : 383 p.
- MARTINEZ, J.C., 1972. — *Recherches sur quelques stades larvaires de Digènes parasites de Mytilus galloprovincialis* Lmck. Thèse de 3ème cycle. Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 135 p.
- PEARSON, J. C. et PREVOT, G., 1985. — A revision of the subfamily Haplorchininae Looss, 1899 (*Trematoda* : Heterophyidae). III. Genera *Cercarioidea* and *Condylcotyla* n.g. *Systematic Parasitology*, 7 : 169-197.
- PERES, J.M. et PICARD J., 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 31 : 5-137.
- PREVOT, G., 1965. — Complément à la connaissance de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 [Syn. *P. erythraeus* Odhner, 1911 et *P. subtenus* (Linton, 1907) Hanson, 1950] (*Trematoda, Digenea, Fellodistomatidae*). *Bull. Soc. Zool. France*, 90 : 175-179.
- PREVOT, G., 1967. — Contribution à l'étude des cercaires de Proboscancha de la région marseillaise : *Cercaria mirabilicaudata* n. sp. (*Trematoda, Digenea, Opisthorchiidae*) de *Cerithium vulgatum* Brug. *Bull. Soc. Zool. France*, 92 : 515-523.
- PREVOT, G., 1969. — Les Trématodes larvaires parasites de *Vermetus triquetus* Bivone (Gastéropode Prosobranchie marin) du golfe de Marseille. *Bull. Soc. Zool. France*, 94 : 463-470.
- PREVOT, G., 1971 a. — Cycle évolutif d'*Aporchis maziliensis* Timon-David, 1955 (*Digenea, Echinostomatidae*), parasite du Goéland *Larus argentatus michaelis* Naumann. *Bull. Soc. Zool. France*, 96 : 197-208.
- PREVOT, G., 1971 b. — Contribution à l'étude des *Microphallidae* Travassos, 1920 (*Trematoda*). Cycle évolutif de *Microphallus pachygrapsi* Deblock et Prévot, 1969, parasite du Goéland à pieds jaunes (*Larus argentatus*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 46 : 453-461.
- PREVOT, G., 1974. — *Recherches sur le cycle biologique et l'écologie de quelques Trématodes nouveaux parasites de Larus argentatus michaelis* Naumann dans le Midi de la France. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Droit, D'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille, n°CNRS AO 9436 : 319 p.
- PREVOT, G. et BARTOLI, P., 1980. — Démonstration de l'existence d'un cycle marin chez les Strigéides : *Cardiocephalus longicollis* Szidat, 1928 (*Trematoda: Strigeidae*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 55 : 407-425.
- PREVOT, G., BARTOLI, P. et DEBLOCK, S., 1976. — Cycle biologique de *Martirema misenensis* (A. Palombi, 1940) n. comb. (*Trematoda : Microphallidae* Travassos, 1920) du mdli de la France. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 51 : 433-446.

PRÉVALENCE DES HELMINTHES DE RONGEURS MYOMORPHES D'AFRIQUE CENTRALE. RELATIONS ENTRE L'ÉCOLOGIE ET L'ÉTHOLOGIE DE CES RONGEURS ET LEURS PEUPELEMENTS PARASITAIRES (1)

par Jean-Claude QUENTIN

Laboratoire d'Écologie animale-Zoologie, Université d'Orléans,
B.P. 6759 — 45067 ORLÉANS Cedex 2

MOTS-CLÉS : Parasitisme - Écologie - Éthologie - Helminthes
- Rongeurs myomorphes - Peuplement - Centrafrique.

KEY-WORDS : Parasitism - Ecology - Ethology - Helminths - Myomorph Rodents - Community - Central Africa.

RÉSUMÉ (Travail original)

Les Rongeurs myomorphes de Forêt équatoriale de Centrafrique sont parasités le long de leur tube digestif par une soixantaine d'espèces d'Helminthes qui présentent, en majorité, à l'égard de leurs hôtes, une spécificité sténoxène.

Ce flux parasitaire est constitué d'espèces parasites dominantes à large spectre d'hôtes, d'espèces parasites satellites réparties chez quelques espèces de Rongeurs et de rares espèces transjuges provenant d'hôtes zoologiquement différents.

Face à l'invasion parasitaire, les particularités écologiques et éthologiques de chaque Rongeur filtrent les parasites en fonction de leur biologie et des modalités de leurs transmissions, et établissent pour chaque Hôte un peuplement parasitaire qui lui est spécifique.

SUMMARY (Original scientific paper)

Prevalence of Helminths parasites of Myomorph Rodents in Central Africa. Relations between the Ecology and the Ethology of these Rodents and their Helminth communities

The myomorph rodents of rain forest in Central Africa are globally parasitized, along their digestive tract, by about sixty helminth species, which show, in majority, with regard to their hosts a stenoxenous specificity.

This parasitological pool is constituted by core parasite species with a broad host's spectrum, satellite parasite species localized in few rodents and rare transjugal parasite species issuing from zoological different hosts.

To face the parasitological invasion, the ecological and ethological particularities of each host species, filter the parasites in accordance with their biology and their transmission patterns. These factors establish for each host species a specific parasite community.

INTRODUCTION

De 1963 à 1980, l'écologie et l'éthologie des petits Rongeurs de forêt dense et de lisière de Centrafrique ont été suivies par nos collègues F. PETTER et H. GENEST-VILLARD. Cette étude a été réalisée principalement par l'analyse des contenus stomacaux et par l'observation directe des Rongeurs au cours de leur phase active de jour et de nuit, d'une part sur le terrain à l'aide de radiotracking et de l'identification des fruits tombés et rongés au cours des différentes saisons et d'autre part en captivité à la Station expérimentale de La Maboké (R.C.A.) et au Laboratoire de Zoologie des Oiseaux et des Mammifères, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, en offrant aux Rongeurs un choix aussi grand que possible de fruits.

Parmi les résultats essentiels, cette étude a précisé les territoires, les domaines vitaux, le comportement, et les régimes alimentaires différents de ces petits Rongeurs. Dans l'écosystème de la Forêt Galerie les Rongeurs trouvent des conditions de vie : humidité du couvert végétal, température, nourriture, relativement constantes au cours de l'année. Leurs régimes alimentaires assez électifs leur permettent de ne pas souffrir d'une réelle concurrence ni entre eux ni avec les autres Vertébrés et de ne pas effectuer de grands déplacements pour se nourrir.

La grande forêt humide d'Afrique Centrale représente ainsi un écosystème particulièrement stable, un véritable refuge naturel pour toutes les formes spécialisées (PETTER, 1986).

Parallèlement à ces travaux, de 1963 à 1971, chez des Rongeurs capturés dans les mêmes localités de Centrafrique, La Maboké, Bouzokoko, Bangui, et sur quelques Rongeurs rapportés de Brazzaville par F. PETTER, une étude parasitologique a été entreprise sur les Helminthes récoltés au niveau

(1) Conférence prononcée lors du colloque «Écologie et parasitisme» organisé par la Société d'Écologie.

des tubes digestifs. Cette étude effectuée également à la Station de La Maboké et au Laboratoire de Zoologie (Vers) du M.N.H.N. a permis de décrire la morphologie d'endoparasites nouveaux ou peu connus, de les dénombrer et d'en réaliser expérimentalement les cycles de développement. L'étude ontogénétique des Nématodes hétéroxyènes a notamment montré, d'après les caractères larvaires, l'origine phylogénique des principales lignées parasitaires représentées actuellement chez les Rongeurs myomorphes.

Il ressort de cette seconde étude, que dans l'écosystème forestier de Centrafrique, la communauté parasitaire des Rongeurs myomorphes apparaît très diversifiée et qu'elle est constituée pour chaque espèce Hôte, de peuplements particuliers qui par la diversité spécifique des populations d'Helminthes (cf. BARBAULT, 1981) dressent pour chaque Rongeur une véritable «carte d'identité».

L'isolement de ces peuplements parasitaires ou au contraire le «chevauchement» de certaines populations endoparasites, chez plusieurs hôtes, permettent d'appréhender les relations qui existent entre le parasitisme et les données éco-éthologiques concernant l'habitat, les domaines d'activité et les régimes alimentaires des Rongeurs myomorphes.

L'objet de ce travail est d'analyser ces relations d'après l'identification des Helminthes, les modalités de leur transmission, leur prévalence et leur intensité dans chaque espèce hôte (1).

I — LA COMMUNAUTÉ PARASITAIRE DES RONGEURS MYOMORPHES DE CENTRAFRIQUE

1. ESPÈCES HÔTES ÉTUDIÉES EN HELMINTHOLOGIE

L'étude helminthologique a été réalisée chez 21 espèces de Rongeurs. Chaque espèce est suivie d'un chiffre qui indique le nombre d'autopsies effectuées : *Aethomys medietatus* (Wroughton) 4, *Arvicanthis niloticus* (Geoffroy) 2, *Cricetomys gambianus* Waterhouse 3, *Hybomys univittatus* (Peters) 20, *Hyomyscus stella* (Thomas) 13, *Lemniscomys striatus* L. 11, *Lophuromys sikapusi* Temm. 59, *Malacomys* sp. 1, *Mastomys* sp. 35, *Mus setulosus* 18, *Oenomys hypoxanthus* (Pucher.) 12, *Pelomys campanae* Huet 1, *Praomys jacksoni* (De Winton) 58, *Praomys morio* (Trouessard) 12, *Praomys tullbergi* (Thomas) 3, *Prionomys batesi* Dollman 7, *Steatomys* sp. 2, *Stochoomys longicaudatus* (Tullberg) 11, *Thamnomys rutilans* Peters 55, *Thamnomys surdaster* 2, *Rattus alexandrinus* L. 3. Au total : 334 Rongeurs ont été disséqués et leurs helminthes ont été récoltés, identifiés et comptés.

(1) — Le «spectre parasitaire» permet d'apprécier qualitativement les différentes espèces parasites identifiées chez un Hôte, de la même façon le «spectre d'hôtes» indique l'éventail des différentes espèces Hôtes parasitées par un même parasite. Ce spectre est plus ou moins important selon la richesse spécifique qui précède le nombre d'espèces du peuplement.

— Le «peuplement parasitaire» permet d'évaluer quantitativement le parasitisme par le calcul de la prévalence des populations d'espèces parasites par espèce hôte et par le dénombrement des parasites dans chaque population. Le peuplement parasitaire intègre donc les deux notions de spectre parasitaire et de populations parasitaires. Pour une espèce Hôte, l'abondance relative de ces populations d'espèces parasites permet de préciser la notion de diversité spécifique (BARBAULT, 1981).

— Les références de ces dissections sont reportées dans les cahiers S et Sa déposés au Laboratoire de Zoologie (Vers) au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

2. IDENTIFICATION DES ESPÈCES ENDOPARASITES

58 espèces d'Helminthes ont été récoltées chez 21 espèces de Rongeurs. Ce sont :

NEMATODES

NEMATODES-HETEROXYENES (développement des 3 premiers stades larvaires chez un Insecte)

Spiruridae : *Protospirura muricola* Godeoelst, 1916

Gongylonematidae : *Gongylonema dupuisi* Quentin, 1965.

Spiroceridae : *Streptopharagus* sp., *Physiocephalus* sp., *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790).

Rictulariidae : *Pterygodermatites desportesi* (Chabaud et Rousselot, 1956).

Schneideriidae : *Schneideriella chabaudi* Quentin, 1965.

Subuluridae : *Subulura williaminglii* Quentin, 1965.

NEMATODE-HOLOXYENES

● Cycles avec 3 premiers stades larvaires libres dans le milieu extérieur. Infestation de l'hôte définitif au stade L3.

Strongyloidea : *Parastrongyloides chrysochloris* Quentin, 1969.

Molineidae : *Pithecostrongylus vogeliani* (De Muro, 1933), *Hepatostrongylus congolensis* (Adam et Wanson, 1954).

Heligmonellidae : *Methelimonella petteri* Durette-Desset, 1964, *Methelimonella petri* Durette-Desset, 1970, *Heligmonella chabaudi* Durette-Desset, 1964, *H. dupuisi* Durette-Desset, 1966, *H. heimi* Durette-Desset, 1964, *H. hybomys* : Durette-Desset, 1966, *H. spira* (Ortlepp, 1939), *H. lemniscomyi* Durette-Desset 1970, *H. parvula* Durette-Desset 1966, *H. thamnomysi* Durette-Desset 1966.

● Cycles avec évolution larvaire dans l'oeuf. Infestation de l'hôte définitif à partir de l'oeuf.

Heterakiidae : *Heterakis spumosa* Schneider, 1866.

Trichuridae : *Trichuris carlieri* Godeoelst, 1916, *T. muris* (Schrunk, 1788), *Trichuris* sp., *T. petteri* Quentin, 1966.

Capillariidae : *Capillaria hepatica* (Bancroft, 1893), *C. baylisi* Quentin, 1966, *C. pearsi* Baylis, 1928.

Oxyures Heteroxynematidae : *Aspiculuris africana* Quentin, 1966, *C. pearsi* Baylis, 1928.

Oxyures Oxyuridae : *Syphacia nigeriana* Baylis, 1928, *S. megaloon* Quentin, 1966, *S. lophuromys* Quentin, 1966.

CESTODES

Anoplocephalidae : *Inermicapsifer madagascariensis* (Davaine, 1870), *I. congolense* Mahon, 1954, *Paranoplocephala isomydis* (Setti, 1892).

Catenotaeniidae : *Skrjabinotaenia lobata* (Baer, 1925), *S. lucida* (Ortlepp, 1962), *S. media* Quentin, 1971, *S. pauciparaglottis* Quentin, 1965, *Meggitina gerbilli* Wertheim, 1954, *M. baeri* (Lynsdale, 1953).

Davaineidae : *Railletina* (R.) *baeri* (Meggett et Subramanian, 1927), *R. (R.) trapezoides* (Janicki, 1904).

Hymenolepididae : *Hymenolepis diminuta* (Rud. 1819), *H. fraeterna* Stiles, 1906, *H. straminea* (Goeze, 1782), *H. petteri* Quentin, 1964

Dilepididae : *Anomotaenia heimi* Quentin, 1964, *Dilepis dollfusii* Quentin, 1964.

Taeniidae : *Taenia taeniaeformis* (Batsch., 1786).

TREMATODES

Brachylaemidae : *Brachylaemus eburneensis* Baer, 1971, *Brachylaemidae* non identifié.

Dicrocoelidae : *Paraconcinum hylomisci* Vassiliades et Richard, 1969, *Athesmia* sp.

ACANTHOCEPHALES

Moniliformis sp.

POROCEPHALE

non identifié

3. BIOLOGIE DES ENDOPARASITES ET MODALITÉS DE LEUR TRANSMISSION

Ces Helminthes parasites de Rongeurs peuvent être répartis en plusieurs groupes selon les caractères de leur cycle de développement et les modalités de leur transmission.

● Cycles hétéroxènes avec prédation de l'hôte intermédiaire par l'hôte définitif

Leur(s) stade(s) larvaire(s) se développent chez un hôte intermédiaire, un Insecte Siphonaptère - Dictyoptère - Coléoptère - Dermaptère - Orthoptère. C'est le cas des Nématodes Spiruridae - Spiroceridae et Gongylonematidae qui se développent ensuite dans l'estomac de l'hôte définitif, celui des Rictulariidae et des Schneidernematidae qui parasitent l'intestin grêle et celui des Nématodes Subuluridae qui infestent le caecum de l'hôte définitif ; c'est celui des Cestodes Hymenolepididae dont la taille importante de l'embryon hexacanthé permet le passage à travers la paroi intestinale des Syphonaptères - Dictyoptères - Coléoptères et celui des Cestodes Dilepididae dont le Cysticercocoe se développe selon les espèces chez des Insectes ou des Mollusques. Ces parasites hétéroxènes comptent également les Trematodes digénétiques et les Acanthocephales, dont les Hôtes intermédiaires sont des Mollusques et des Insectes.

Tous ces Helminthes sont transmis au Rongeur Hôte définitif lorsque celui-ci recherche des Insectes et des Mollusques pour sa nourriture. Ces parasites témoignent par leur présence dans le tube digestif du Rongeur, du régime insectivore de cet hôte définitif.

● Cycles hétéroxènes sans prédation

Parmi les parasites hétéroxènes, certains Cestodes n'évoluent que chez des hôtes intermédiaires de petites dimensions en raison de la taille réduite de leur embryon hexacanthé. Il

s'agit des Cestodes Anoplocephalidae dont les espèces à embryons de petite taille évoluent chez des Oribates (SPASSKY, 1951), des Cestodes Catenotaeniidae dont le cycle s'effectue chez des Acariens glycyphages (JOYEUX et BAER, 1945) et des Cestodes Davaineidae du genre *Railletina* qui infestent des fourmis et de petits Coléoptères (JOYEUX et BAER, 1936 ; PROKOPIC, 1981). Nous plaçons dans ces catégories, bien que leur cycle soit encore inconnu, les Cestodes Anoplocephalidae *Thermicapsifer madagascariensis* et *I. congolense*, les Catenotaeniidae des genres *Skrjabinaenia* et *Meggittina*, et les Davaineidae *Railletina baeri* et *R. trapezoides*.

La transmission de ces parasites s'effectue par simple léchage ou lorsque le Rongeur mange des graines et des fruits porteurs d'acariens ou de fourmis parasités. La présence de ces Cestodes n'indique donc pas un régime insectivore car les hôtes intermédiaires sont avalés accidentellement par le Rongeur, elle serait plus en rapport avec un régime herbivore et frugivore de l'hôte définitif.

● Helminthes à cycles directs

Leur développement ne comporte qu'un seul hôte : le Rongeur, mais leur transmission peut s'effectuer selon deux modalités différentes.

○ Infestation à partir de la larve L₃ infestante

Les Nématodes Heligmonellidae (genres *Metheligmoneilla* et *Heligmonna*) réalisent les trois premiers stades de leur développement, qui en comporte au total 5, dans le milieu extérieur, sur un support végétal humide.

L'infestation du Rongeur a lieu au niveau de la larve L₃ infestante. La prévalence et l'intensité de ces parasites sont ici étroitement corrélées avec le régime folivore et frugivore ainsi qu'avec l'écologie arboricole de l'hôte et le milieu humide dans lequel il vit.

○ Infestation à partir de l'oeuf

D'autres parasites à cycle direct n'ont aucun développement dans le milieu extérieur, l'infestation s'effectuant directement à partir de l'oeuf. Il s'agit de Nématodes Heterakidae, Trichuridae, Capillaridae et des Oxyures Oxyuridae et Heteroxyuridae. Beaucoup de ces cycles et notamment ceux de Heterakidae et des Oxyures se réalisent dans le nid du Rongeur, témoignant du comportement nidicole du Rongeur, ou à proximité du nid, lorsque le Rongeur a un domaine vital essentiellement terrestre, les chances d'infestation et de réinfestation étant liées à la coécotrophie. Chez les Capillaires, le cycle peut être direct ou indirect, dans ce dernier cas un invertébré généralement un Lombricide dissémine le parasite et joue le rôle d'hôte de transport ; il n'y a pas en effet de développement larvaire chez cet hôte de transport.

4. PRÉVALENCE DES ESPÈCES ENDOPARASITES CHEZ LES RONGEURS

Les prévalences des Helminthes ont été calculées chez douze espèces de Rongeurs les plus fréquemment autopsiées.

Le tableau I répartit en largeur selon leur « emplacement » écologique dans l'écosystème forestier ces 12 espèces de Rongeurs. Le *Thomomys* arboricole est ainsi placé à droite du tableau, le *Lophuromys* fouisseur est situé tout à gauche.

Les espèces endoparasites sont indiquées sur la longueur. Les 12 espèces hôtes sont parasitées par 39 espèces d'Helminthes. Les chiffres indiquent en pourcentage la prévalence de chaque Helminthe pour chaque espèce de Rongeur.

Les 39 espèces endoparasites se répartissent en trois catégories selon l'importance du spectre d'hôtes et l'origine du parasitisme :

— Les espèces parasites dominantes ont un spectre d'hôtes très large comportant 6 à 10 des 12 espèces de Rongeurs.

— Les espèces parasites satellites sont présentes chez 2 à 3 espèces hôtes seulement ; elles appartiennent à des « lignées » ou à des groupements parasitaires déjà diversifiés chez les Rongeurs.

— Les espèces parasites transfuges sont des espèces satellites qui sont généralement isolées chez une seule espèce de Rongeur et qui proviennent d'hôtes zoologiquement différents.

II — ANALYSE DE LA COMMUNAUTÉ PARASITAIRE

Dans une étude sur l'écologie des endoparasites des Rongeurs et des Insectivores du Nigeria, PEARSE (1930) a dressé pour chacune des espèces hôtes une liste des endoparasites et a montré que chaque hôte héberge un peuplement d'helminthes qui lui est particulier à la fois par la systématique des espèces, par la fréquence, et par l'intensité de l'infestation. Pour mener à bien son enquête, PEARSE confia les déterminations des Cestodes à C. JOYEUX de l'Université de Paris et celles des Nématodes de H.A. BAYLIS du British Museum. Ce dernier en publi (BAYLIS, 1928) les descriptions systématiques.

Malgré l'intérêt écologique qu'ils représentent, ces travaux de synthèse sur l'Helminthofaune de Micromammifères africains n'ont pas été poursuivis en raison de la difficile coordination de disciplines zoologiques de spécialités différentes. Mammalogie, Nématologie, Cestodologie.

HUNKELER (1974), dans une étude sur les Cestodes parasites de petits mammifères de Côte d'Ivoire et de Haute Volta, reprend cette analyse et propose de répartir les Cestodes de Rongeurs en différentes catégories selon que le Rongeur vit en Savane ou en zone forestière.

Les recherches de GENEST-VILLARD (1972-1980) sur le régime alimentaire et sur le comportement des petits Rongeurs myomorphes de Centrafrique et l'identification de leurs endoparasites Cestodes et Nématodes permettent d'analyser plus étroitement les relations Hôte-Parasite au niveau des facteurs écologiques et éthologiques qui concourent à la formation des peuplements parasitaires.

1. LES ESPÈCES PARASITES : ESPÈCES DOMINANTES - ESPÈCES SATELLITES- ESPÈCES TRANSFUGES

Une communauté d'hôtes héberge, selon HOLMES (1986), deux catégories d'espèces parasites : des espèces parasites dominantes, «core species» réparties chez les différents hôtes et récoltées avec des densités de populations élevées, et des espèces secondaires satellites «satellite species» qui occupent les niches parasitaires lorsque celles-ci sont laissées libres par les espèces dominantes. Ces espèces secondaires satellites sont plus rares et infestent avec de faibles densités de populations.

Par ailleurs, le peuplement parasitaire d'un individu «Hôte» sera constitué de parasites qui peuvent potentiellement coloniser cet hôte et qui seront pour la plupart successivement éliminés, au travers d'une série de filtres écologiques et éthologiques représentés par l'habitat de l'hôte, son régime alimentaire, son comportement... A ces facteurs il faut adjoindre des phénomènes de compétition interspécifique qui peuvent se manifester pour les parasites occupant une même niche trophique. Une espèce dominante peut ainsi éliminer une autre espèce dominante ou une espèce satellite (PRICE, 1986).

A — Les espèces parasites «dominantes»

L'étude taxonomique et le calcul des prévalences des espèces endoparasites des Rongeurs myomorphes de Centrafrique montrent que dans une communauté parasitaire comprenant 58 espèces, 6 sont dominantes. Elles sont réparties en effet chez plus de la moitié des hôtes où elles occupent des portions différentes du tube digestif (Tableau I).

Ce sont : le Nématode Spiruride *Protophysa muricola* (estomac), le Nématode Heligmosome *Metheligionella petteri* (duodénum), le Nématode Herakide *Heterakis spumosa* (caecum), les Oxyures *Syphacia nigeriana* et *Aspiculuris africana* (caecum et rectum).

Chaque partie du tube digestif du Rongeur est ainsi occupée par une espèce dominante dont la prévalence semble varier en fonction du cycle de développement du parasite, du régime alimentaire de l'hôte et de son habitat.

a) Biologie des espèces dominantes. Relations entre leur prévalence et le régime alimentaire et l'habitat de l'hôte.

La prévalence maximum du Nématode hétéroxe *P. muricola* dont les trois premiers stades larvaires évoluent chez un Insecte coprophage, est atteinte chez les Rongeurs *H. stelleri* (23) et chez *H. univittatus* (30), dont les contenus stomacaux sont occupés par 43,5-92 % d'Insectes (*Hylomyscus*) et par 61-70 % d'Insectes (*Hybomys*) (GENEST-VILLARD, 1980). Cette prévalence tombe à 1,8 chez *Thomomys rutilus* dont le contenu stomacal ne contient que 8 à 12 % d'Insectes, l'essentiel de l'alimentation chez ce Rongeur arboricole étant constitué pour 81-86 % de graines de pulpe de fruit et d'amande et pour 6 % d'herbe (GENEST-VILLARD, 1980).

La prévalence de l'espèce dominante *Metheligionella petteri* semble par contre favorisée par le régime alimentaire frugivore et granivore et par l'habitat arboricole de l'hôte qui fournit au parasite un milieu humide favorable au développement des trois premiers stades larvaires dans le milieu extérieur. La prévalence de cet Heligmosome est en effet maximum chez les *Thomomys rutilus* dont l'activité nocturne, hors de son nid situé dans le sous-bois à 3-4 m de haut, coïnciderait avec l'installation d'une humidité maximum (GENEST-VILLARD, 1972).

Le Cestode *Inermicapsifer madagascariensis* est pratiquement présent chez tous les Rongeurs myomorphes. Sa prévalence augmente chez les Rongeurs arboricoles *Thomomys rutilus* (P = 33,7), *Hybomys univittatus* (P = 45) et *Oenomys hupoxanthus* (P = 50). Le couvert végétal humide semble ici favoriser la transmission de cet Anoplocephalide dont les embryons hexacanthés de petite taille pourraient à l'instar du genre *Moniezia* se développer chez des Oribates.

Les espèces dominantes, parasites du caecum : *Heterakis spumosa*, *Aspiculuris africana* et *Syphacia nigeriana* dont la

transmission entretenue par la coécotrophie s'effectue directement par l'oeuf apparaissent numériquement plus importantes chez les Rongeurs terricoles dont la quête de nourriture s'effectue à terre.

Ainsi *Herakis spumosa* a une prévalence de 35,3 chez le *Mastomys* Rongeur de savane et de clairière (F. PETTER, comm. pers.). Fréquent dans les villages de la zone de savane, le *Mastomys* y cède sa place au *Rattus* lorsque celui-ci arrive (HUNKELER, 1974). Or *Heterakis spumosa* est un parasite cosmopolite du *Rattus*. Le transfert de l'*Heterakis* du *Rattus* au *Mastomys* s'effectuerait ainsi lors de l'occupation d'un même habitat.

On note également chez le *Mastomys* une importante population de l'Heteroxynematidae *Aspiculuris africana*. Le second Oxyure, *Syphacia nigeriana* est largement réparti en Afrique et en Europe chez les Rongeurs Gerbillidés, Muridés et Microtidés. En Centrafrique, cette espèce est particulièrement abondante chez le Rat des Savanes *Lemniscomys striatus* et chez le Rongeur de forêt *Stochomys longicaudatus* dont l'activité s'effectue beaucoup à terre (GENEST-VILLARD, 1972). Cet Oxyure est absent ou faiblement représenté chez les Rongeurs arboricoles.

b) Origines phylogéniques et paléobiogéographiques des espèces dominantes

● *Protospirura muricola*. Cette espèce est représentée chez les Rongeurs myomorphes dans toute l'Afrique tropicale et équatoriale. L'ontogenèse de ses structures céphaliques montre que le genre *Protospirura* dérive en fait du genre *Spirura* réparti chez des Insectivores, des Carnivores, des Primates et des Rongeurs Scuriidés (QUENTIN, 1969).

● *Methelimonella petteri*. Le genre *Methelimonella* constitue chez les Rongeurs récents (selon DURETTE-DESSET, 1971) une petite poussée évolutive du genre *Neohelimonella* représenté chez les Muridés de l'est africain. Ce genre *Neohelimonella* dériverait à son tour du genre *Orientstrongylus* parasite de Muridés au sud-est asiatique dont la pénétration en Afrique se serait réalisée au Pliocène inférieur et moyen.

● *Inermicapsifer madagascariensis*. Ce Cestode et les espèces *I. congolensis* et *I. guineensis* parasites du *Cricetomys gambianus* sont les seuls représentants, chez les Rongeurs myomorphes du grand genre *Inermicapsifer* largement représenté chez les Hyracoidés de l'est africain (SPASSKY, 1951; BAER, 1956; HUNKELER, 1974).

● *Herakis spumosa* est une espèce cosmopolite introduite chez les Rongeurs africains avec le *Rattus*.

● *Syphacia nigeriana*. Il est actuellement impossible de séparer sur des critères morphologiques le *Syphacia nigeriana* qui est présent chez des nombreux Rongeurs myomorphes africains, du *Syphacia nigeriana* parasite de Gerbillidés, de Muridés et de Microtidés de la région holarctique (BERNARD, 1963; QUENTIN, 1971; FELIU & coll., 1987; HUGO, 1988).

● *Aspiculuris africana*. Le genre *Aspiculuris* est représenté à la fois chez les Rongeurs myomorphes holarctiques et chez ceux d'Afrique. La morphologie céphalique de l'espèce africaine l'apparente à un groupe d'espèces d'Afghanistan et de l'Inde (QUENTIN, 1975).

Ces six espèces dominantes présentent en commun le fait de posséder toutes des potentialités reproductrices élevées, avec une dissémination considérable des éléments infestants. Elles sont récentes, « colonisatrices » et répondent assez bien au concept de stratégie r proposé en écologie.

B — Les espèces parasites « satellites »

Elles comprennent deux lignées évolutives parasitant en ordre dispersé les Rongeurs de Centrafrique et des espèces parasites isolées. Ces espèces isolées peuvent soit provenir de Rongeurs myomorphes occupant d'autres écosystèmes soit résulter du transfert de parasites provenant de vertébrés zoologiquement différents.

a) Les lignes évolutives*

En Centrafrique deux ensembles d'espèces congénériques parasitent l'intestin des Rongeurs (Tableau 1).

— Le premier rassemble les Heligmosomes du genre *Heligmona* dont une douzaine d'espèces sont décrites chez les Rongeurs myomorphes africains (DURETTE-DESSET, 1964, 1966, 1970). Chacune de ces espèces semble spécifique d'un hôte ou d'un groupe d'hôtes dans une région déterminée. Cette lignée *Heligmona* s'est diversifiée (selon DURETTE-DESSET, 1970, 1985) en Afrique de l'ouest dans le bloc forestier Guinéo-Congolais à partir du genre *Neohelimonella* parasite de Muridés de l'est africain, au Pliocène supérieur. En Centrafrique, la prévalence de ces Heligmosomes est effectivement plus élevée chez les Rongeurs arboricoles que chez les autres Rongeurs : *Heligmona heimi* parasite ainsi 55 % des *Praomys jacksoni*, *H. dupuisi* parasite 75 % des *Praomys morio*, *H. spira* est toujours présent ($P = 100$) chez l'*Oenomys hypoxanthus*. Seul *H. thammomyi* est plus faiblement représenté ($P = 36,3$) malgré l'habitat arboricole du *Thammomys* car celui-ci héberge aussi *Methelimonella petteri* ($P = 83,6$), *Heligmona dupuisi* ($P = 36,6$) et un *Trichostrongylus* du Lorisidé *Pithecostrongylus vogeliani* ($P = 14,5$). Une compétition interspécifique limiterait au niveau de l'intestin grêle du *Thammomys* chaque population d'Heligmosomes.

— Les Cestodes Catenotaeniidae représentent la seconde lignée d'espèces satellites. Les formes primitives de ces Cestodes sont parasites de Scuriidés. La lignée a été récemment réintroduite en Afrique avec les Gerbillidés, où sa dispersion géographique s'accompagne d'un morcellement de formes (*g. Skriabinotaenia*, *g. Meggitina*) d'une diminution du nombre de proglottis et d'une réduction de taille (QUENTIN, 1971). Bien représentée chez les Muridés « terrestres », de savane comme le *Mastomys* qui héberge à lui seul quatre

* Une étroite corrélation entre la répartition de deux lignes parasitaires et l'écologie des Rongeurs a déjà été observée en Malaisie dans l'étude des peuplements d'Oxyures parasites de Petauridés.

— les formes les plus archaïques de ces Oxyures (genre *Syphacia*) sont parasites des Scuriidés arboricoles appartenant aux genres *Petaurista* et *Ranifia* vivant au sommet de la Canopée.

— les formes les plus différenciées (genre *Syphaculirus*) sont toutes observées chez les Petauridés de la sous-canopée ou du sous-sol forestier (QUENTIN et coll., 1975). Cette nouvelle lignée de formes orientales arrivées plus tardivement, en compétition victorieuse avec le genre *Syphacia* aurait réussi à conquérir une niche écologique mal étendue, celle représentée par les Petauridés de la sous-canopée (HUGO, 1988).

Aux deux peuplements d'Oxyures correspondent ainsi des Hôtes occupant deux étages écologiques différents.

espèces différentes, présente encore chez le *Praomys* lorsque ce dernier vit très près du *Mastomys* (HUNKELER, 1974) la lignée s'éteint avec des formes minuscules, comme le *Skrjabinaenia pauciproglottis*, réduites à un scolex et deux proglottis, parasites de Rongeurs dont l'activité est terrestre *Stocho-mys longicaudatus* et *Prionomys batesi* (Fig. 1).

L'extension de cette lignée chez les Rongeurs de Savane serait, selon HUNKELER (1974), liée à la présence des Tyroglyphes hôtes intermédiaires probables des Catenotaeniidae (cf. JOYEUX et BAER, 1945), plus abondants en Savane qu'en forêt).

Deux lignées parasitaires occupent ainsi l'intestin grêle des Rongeurs africains, sans qu'il y ait de compétition entre elles, car l'une (genre *Heligmonella*) a une intensité de population maximum chez les Rongeurs de forêt, la seconde lignée (Cestodes *Skrjabinaenia* et *Megittina*) se diversifie chez les Rongeurs terrestres de savane.

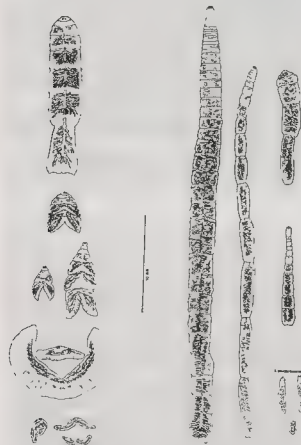


FIG. 1. — Dispersion de la lignée des Cestodes Catenotaeniidae représentés à la même échelle chez les gerbillidés et les muridés éthiopiens.

Chez les gerbillidés, les Cestodes deviennent de plus en plus atypiques en raison d'une scission longitudinale du strobile.

Chez les Muridés, les proglottis restent allongés mais la même strobile se réduit de plus en plus et aboutit à des formes minuscules (*S. pauciproglottis*).

b) Les espèces satellites isolées

● Parasites introduits dans le *Rattus*

Certains parasites ont été introduits par le *Rattus*. Celui-ci cède ainsi au *Mastomys* avec l'*Heterakis spumosa* cité précédemment, d'autres parasites cosmopolites comme le Spiruride *Mastophorus muris*, les Cestodes *Hymenolepis diminuta* et *H. fraterna*, le Trichuris *T. muris* et l'Acanthocéphale *Moniliformis* (cf. ROMAN, 1951). Ces parasites témoignent ainsi d'une communauté d'habitat et de domaine vital entre le *Rattus* et le *Mastomys*.

Le Spiruride *Gongylonema dupuisi* a été récolté à plusieurs reprises chez le *Mastomys*. Il s'agit d'une espèce bien différenciée par l'allongement de son spicule. L'étude de son cycle biologique (QUÉNTIN, 1969) montre cependant que sa larve infestante est comparable à celle du *G. neoplasticum* parasite du *Rattus*; l'espèce *G. dupuisi* résulterait ainsi d'une «capture»** par le *Mastomys* du parasite du *Rattus*.

● Parasites introduits par d'autres Muridés

Le Nématode Subulure *Subulura williamsinglii* parasite du caecum de l'*Hybomys univittatus* et du *Thamnomys rutilans* est morphologiquement proche de *Subulura ortleppi* Inglis, 1960, parasite de Muridés d'Afrique du Sud (QUÉNTIN, 1965, 1969).

● Parasites introduits par les Gerbillidés

D'autres espèces sont apportées par les Gerbillidés de Savane. Ce sont le Nématode Ascaropsinae *Streptopharagus* sp. récolté chez le *Leggada* de La Maboké et le Cestode *Raillietina trapezoides* répandu dans toute l'Afrique et dont l'adaptation aux Gerbillidés a facilité l'accès aux régions sèches (HUNKELER, 1974). *R. trapezoides* n'est observé sur nos autopsies en Centrafrique que chez le Rongeur de Savane *Lemniscomys striatus*.

● Parasites de Suidés

Le *Physocephalus* sp. récolté chez un *Hybomys univittatus* de La Makobé (QUÉNTIN, 1965) est proche de l'espèce *Physocephalus sexalatus* parasite de Suidés. Cette espèce a par ailleurs été signalée par PEARSE (1930) chez un *Crice-tomys* au Nigeria.

c) Les espèces «transfuges» indicateurs écologiques

Les «chevauchements» des espèces dominantes chez les différents Rongeurs sont peu significatifs car ces espèces sont abondantes; les chevauchements d'espèces satellites transfuges «focalisent» mieux le facteur écologique car il s'agit d'espèces isolées, généralement primitives, dont la présence inhabituelle chez les Rongeurs d'apparition paléontologique récente, est révélatrice d'une écologie particulière.

** Le terme de «capture» désigne le passage d'un parasite d'un Hôte A à un Hôte B, ce changement d'hôte étant accompagné d'une spéciation.

Le «transfuge» indique le passage d'un parasite entre plusieurs hôtes sans qu'il y ait spéciation.

Deux parasites transfuges sont ainsi rencontrés chez les Rongeurs de Centrafrique : il s'agit de *Pithecostrongylus vogeliani* et de *Parastrongyloides chrysochloris*.

● *P. vogeliani* est un Nématode Trichostrongylidae dont l'hôte normal est le Loridé *Perodicticus potto*. La présence de ce même parasite chez les Rongeurs et notamment chez le *Thamnomys* arboricole ($P = 14,5$) résulte de l'intimité écologique qu'entretiennent les Rongeurs avec le Primate (QUENTIN, 1965).

● *P. chrysochloris* est un Nématode Rhabditida récolté à la fois chez la taupe dorée *Chrysochloris leucorhina* et le rat ourson *Lophuromys sikapusi*. Les caractères morphologiques et biologiques archaïques du genre *Parastrongyloides* concordent avec la distribution du genre chez des groupes anciens : Marsupiaux australiens, Insectivores paléarctiques. Sa localisation en Afrique chez l'Insectivore très archaïque *Chrysochloris leucorhina* aurait une origine très reculée dans le temps. La présence du même parasite chez le Rongeur Muridae *Lophuromys sikapusi* semble par contre résulter d'une infestation secondaire écologique. Cet animal fouisseur s'est parasité en empruntant les biotopes de la Taupe dorée.

Comparées aux espèces dominantes, les espèces parasites satellites ont un spectre d'hôtes réduit, les femelles de Nématodes portent généralement peu d'œufs, leur fécondité semble mesurée et la transmission des éléments infestants s'effectue dans des «couloirs» écologiques étroits. Leur biologie se rapprocherait du concept écologique «K».

2. Signification éco-éthologique des peuplements parasitaires

La communauté des Rongeurs Myomorphes de forêt équatoriale est traversée, comme l'indique le tableau I, par un véritable «flux parasitaire» d'espèces dominantes et d'espèces satellites. A l'exception de quelques espèces transfuges parasitant des Hôtes zoologiquement différents, ces Helminthes obéissent à une spécificité sténoxène et peuvent potentiellement parasiter tous leurs Hôtes (Rongeurs Myomorphes) directement apparentés.

Cette communauté parasitaire pénètre d'autant plus la communauté Hôte qu'une adéquation entre les modalités du cycle de développement du Parasite, et l'éco-éthologie de l'Hôte, facilite la transmission du Parasite ; par leurs déplacements et leur régime alimentaire, les Hôtes pénètrent en effet le réseau des cycles évolutifs de certains parasites.

Cependant, face à cet envahissement parasitaire les facteurs éco-éthologiques fileront la majorité des espèces parasites dominantes et bloqueront la transmission des espèces parasites satellites dont les exigences sont trop étroites.

L'interférence des potentialités d'invasion des Parasites d'une part et l'éco-éthologie des Hôtes d'autre part, schématisée sur la figure 2, modulera ainsi pour chaque espèce Hôte un peuplement parasitaire qui lui est propre. Quatre types de peuplements parasitaires peuvent ainsi être dégagés en fonction de quatre types éco-éthologiques :

- Rongeurs frugivores-granivores-folivores à écologie arboricole.
- Rongeurs à dominance insectivore, à écologie terrestre.
- Rongeurs «tous milieux».
- Rongeurs «exclus» de la communauté parasitaire.

A — Peuplements parasitaires des Rongeurs frugivores folivores à écologie arboricole

Les peuplements parasitaires de ces Rongeurs sont dominés par la forte prévalence des Heligmosomes et la faible représentation des Nématodes à cycles hétéroènes, des Oxyures et des Hétérakides. Deux Rongeurs répondent à ce type de peuplement : le *Thamnomys rutilans* et l'*Oenomys hypoxanthus*.

● Le *Thamnomys*. Selon GENEST-VILLARD (1972) ce Rongeur arboricole présente un régime comportant 81-86 % de graines et de fruits, 6 % d'herbes et seulement 8 à 12 % d'insectes.

La diversité spécifique de ses populations d'Helminthes corrobore parfaitement ces observations.

La présence du Trichostrongyle *Pithecostrongylus vogeliani* parasite du *Perodicticus potto* révèle une proximité d'habitat entre le Rongeur arboricole et le Loridé. La prévalence élevée des Heligmosomes : 83,6 pour l'espèce dominante *Metheligmomella petteri* et 36,3 pour chacune des espèces satellites *Heligmonina dupuisi* et *H. thamnomysi* est une conséquence du régime essentiellement frugivore et herbivore du Rongeur. L'humidité ambiante qui atteint sa quasi saturation, lorsque le *Thamnomys* nocturne se déplace en sous-bois, favorise la transmission larvaire des Heligmosomes et semble également faciliter l'infestation par le Cestode *Inermicapsifer madagascariensis* ($P = 32,7$).

La prévalence très faible des Oxyures *Syphacia nigeriana* et *Aspiculuris tetraptera* et l'absence d'*Heterakis* indiquent une faible activité terrestre.

Enfin la présence rare de Nématodes hétéroènes *Protospirura* ($P = 1,8$) et *Subulura* ($P = 5,4$) est en rapport avec la composition relativement basse en Insectes du régime alimentaire.

● Le milieu naturel de l'*Oenomys hypoxanthus* s'étend aux zones cultivées abandonnées plus ou moins broussaillées à la lisière de la forêt : son régime alimentaire est composé pour 45 à 52 % de graines et de fruits pour 43 à 48 % de feuilles et pour 4 à 5 % d'insectes et de Mollusques. Ce milieu et ce régime alimentaire semblent favoriser la transmission du Cestode *I. madagascariensis* ($P = 50$). Chez l'*Oenomys* la prévalence de l'espèce dominante *M. petteri* tombe à 8,3. L'installation de cet Heligmosome est en effet gênée par une espèce satellite *Heligmonina spira* spécifique de l'*Oenomys* dont le parasitisme chez ce Rongeur atteint une prévalence de 100 avec une intensité par individu hôte de plusieurs milliers d'Heligmosomes ; HOLMES (1986) n'exclut pas cette possibilité d'une modification de la communauté parasitaire de base par la spécialisation de l'habitat, du régime alimentaire et du comportement de l'hôte. Les filtres sélectifs ainsi imposés aux parasites éliminent les espèces dominantes et sélectionnent par contre des espèces satellites.

Le régime alimentaire de l'*Oenomys* essentiellement folivore semble effectivement favoriser le parasitisme par ces Heligmosomes qui «tapissent» tout le duodénum et une grande partie de l'intestin du Rongeur.

Les autres espèces parasites sont faiblement représentées ($P = 8-17$). La présence passagère d'espèces satellites comme les Cestodes *H. diminuta* et *H. fraterna* ($P = 8,3$) révèle que l'*Oenomys* emprunte quelquefois certains biotopes fréquentés par le *Rattus* dans des zones occupées par l'homme.

● Le *Praomys*. Par rapport au *Thamnomys* et à l'*Oenomys*, le *Praomys* présente un régime alimentaire plus insectivore

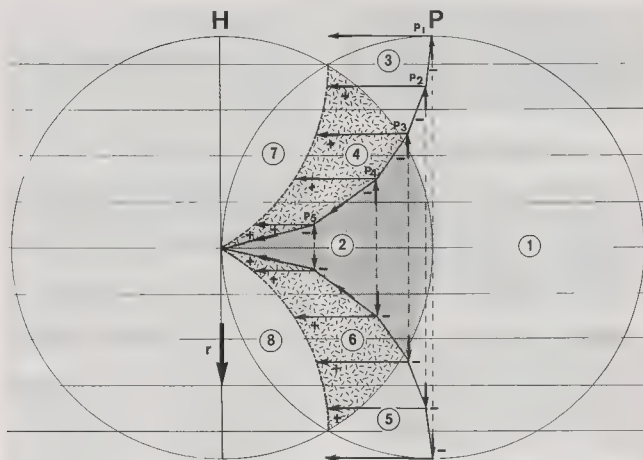


FIG. 2. — Le parasitisme peut se concevoir comme l'interpénétration de deux communautés taxonomiquement différentes. Ici une communauté de Parasites (cercle P) pénètre une communauté de Rongeurs Hôtes (cercle H). Cette dernière pénètre le réseau des cycles évolutifs des Parasites. Les cercles P et H se superposent au niveau des secteurs 2 - 4 et 6 où les Helminthes sont endoparasites des Rongeurs.

Le secteur 1 (espèces endoparasites dominantes) et les secteurs 3 et 5 (espèces endoparasites satellites) représentent la partie du cycle évolutif de ces parasites réalisée dans le milieu extérieur ou chez un hôte intermédiaire. Le secteur 2 (espèces endoparasites «dominantes») et les secteurs 4 et 6 (espèces endoparasites «satellites») représentent la partie du cycle de développement réalisée dans le tube digestif du Rongeur Hôte définitif.

Ces deux communautés sont reliées par un certain nombre de «couloirs écologiques et éthologiques» représentant la nature de l'écosystème, le type de milieu, l'habitat et le domaine vital, le régime alimentaire... (lignes horizontales). Toute adéquation entre ces couloirs écologiques et éthologiques et les modalités du cycle évolutif du parasite facilitera (+) la transmission du parasite (flèches horizontales). Plusieurs «couloirs écologiques et éthologiques» peuvent cumuler leurs effets, selon l'angle d'exigence du parasite (EUZET et COMBES, 1980) et étendre la transmission du parasite à différents niveaux (flèches tangentielles).

Certains couloirs sont incompatibles avec le cycle du parasite. Ils agissent en filtre (-), limitant la transmission des espèces parasites dominantes, ou s'interposent en barrière arrêtant la transmission des espèces parasites «satellites» (flèches verticales).

Pour chaque espèce hôte, un rayon d'action (r) symbolise le domaine vital du Rongeur. Ce rayon est centré sur le diamètre vertical du cercle H correspondant. Ce centre se déplace verticalement selon l'habitat arboricole ou terrestre du Rongeur.

Un rayon d'action étroit qui représente un domaine vital restreint, limitera la richesse spécifique des parasites pour chaque hôte.

L'interpénétration des deux cercles P et H dépend de nombreux facteurs. Elle s'accroît notamment lorsque la démographie des parasites et celle des hôtes s'élèvent. Elle est freinée par la réponse immunitaire des hôtes aux parasites et par la prédation s'exerçant sur les hôtes (secteurs 7 et 8).

(70-80 % d'Insectes) et moins frugivore (20-24 %) de graines et de fruits. C'est un Rongeur discret qui fréquente de préférence une strate feuillue plus élevée que le sous-bois (GENEST-VILLARD, 1972). Du fait de son régime alimentaire, le peuplement parasitaire du *Pratomys* indique une nette augmentation de la prévalence de *Protospirura* (18,9-25). Sa fréquentation de la strate feuillue est à rapprocher du fait qu'il est parasité par trois Heligmosomes : *M. petteri*, *H. dupulsi* et *h. heimi*.

B — Peuplements parasitaires des Rongeurs terrestres

● Le *Stochomys longicaudatus* n'est pas un Rongeur arboricole. Selon GENEST-VILLARD (1972) ses trajets ne sont pas les mêmes que ceux du *Thamnomys*. Le *Stochomys* circule beaucoup à terre. Il est beaucoup plus éclectique que le *Thamnomys* dans son alimentation. Son Helminthofaune montre une nette augmentation de la prévalence en *Oxyure Syphacia nigeriana* et l'apparition d'un parasitisme par *Cestode Skrjabinotaenia* qui appartient à une lignée terrestre d'espèces satellites.

● Le *Mastomys*. C'est de tous les Rongeurs étudiés celui qui présente le spectre parasitaire le plus large avec 17 espèces d'Helminthes, ce qui dénote chez ce Rongeur une grande activité et un régime très éclectique. Son habitat terrestre se traduit par la prédominance des espèces *Heterakis spumosa*, *Aspicularis africana*, *Trichuris muris* transmis directement à partir de l'oeuf. Par ailleurs, près de la moitié de cette parasifae est échangée avec celle du *Rattus*. Ce chevauchement important d'espèces satellites indique une communauté d'habitat et de domaine vital entre ces deux Rongeurs (Tableau I).

● *Mus*. Les « Leggadas » sont de petits Rongeurs qui vivent en savane. Le plus grand *Mus setulosus* habite la lisière de la forêt. L'estomac de *Mus* est très petit. Les rapports de volume portent sur de très faibles quantités et ne comprennent que 11 à 12 % d'Insectes (Termites, Fourmis) ; l'alimentation glucidique constituant une grande partie de l'alimentation (GENEST-VILLARD, 1980).

Les faibles quantités de nourriture ingérées et un domaine vital restreint expliquent la réduction du peuplement parasitaire chez ce petit Rongeur. Le peuplement ne compte que quatre Helminthes. Trois de ces parasites (*P. muricola*, *H. spumosa* et *S. megaloon*) ont des prévalences très faibles, et n'ont été récoltés qu'une seule fois chacun sur 18 autopsies. L'Heligmosome *H. parvula* a par contre une prévalence élevée (61) avec une population moyenne de cinq heligmosomes par Rongeur. L'abondance relative de ce parasite correspond à la fréquentation par *Mus setulosus* du couvert humide de la lisière de la forêt.

● *Lemniscomys striatus*. Ce Rongeur de savane ne compte que 8 espèces endoparasites. Parmi celles-ci, trois espèces satellites ont des prévalences élevées. Ce sont le Cestode *Railletina trapezoides* (P = 63,6), l'Heligmosome *Heligmonina lemniscomys* (P = 54,5) et l'Oxyure *Syphacia nigeriana* (P = 43,4). Le Cestode introduit par les Gerbillidés (HUNKELER, 1974) traduit une adaptation à un biotope plus sec. L'Oxyure, une adaptation au milieu terrestre. Une compétition interspécifique s'observe chez ce Rongeur entre *R. trapezoides* et *H. lemniscomys*, ces Helminthes limitant respectivement leurs populations au niveau de l'intestin grêle.

C — Rongeurs «tous milieux»

● *L'Hybomys univittatus*. Ce Rongeur est selon GENEST-VILLARD «extrêmement éclectique dans ses goûts, ce qui lui permet d'avoir des habitats variés à condition que le couvert soit suffisamment dense...». Il parcourt le sous-bois à terre mais il pénètre souvent dans des troncs ou sous des amas de feuilles. Le mâle parcourt de plus grands trajets que la femelle avec des parcours qui tendent à être différents chaque jour. Il habite souvent des termitières en activité ou pénètre dans des souches pleines d'Insectes».

La grande activité que ce Rongeur déploie pendant ses sorties consacrées à son alimentation, et son régime alimentaire extrêmement varié, expliquent son large spectre parasitaire comportant 13 espèces endoparasites. Parmi celles-ci on note la prévalence importante de *P. muricola* (30) qui est corrélée à un régime à prédominance insectivore, les insectes représentant 61 à 70 % du contenu stomacal. Par ailleurs, le couvert dense et humide où évolue l'*Hybomys* explique la prévalence élevée du Cestode *I. madagascariensis* (45) qu'il partage avec le *Thamnomys* (P = 32,7) et l'*Oenomys* (P = 30). La présence du Trichostrongyle *P. vogeliani* indique que l'*Hybomys* emprunte dans les sous-bois les trajets du *Thamnomys*. Celle des Cestodes, *Megitina gerbilli* et *M. baeri* appartenant à une lignée diversifiée chez les Gerbillidés, indique également que l'*Hybomys* effectue des incursions en Savane.

● *L'Hylomyscus stella*. «L'*Hylomyscus* est très bien adapté à la vie arboricole mais contrairement au *Thamnomys* il occupe des terriers aux pieds des arbres de la forêt». «Il explore à partir d'un point de départ, il revient sans cesse». Son régime alimentaire est «équilibré» comportant 56,5 % de graines et 43,5 % d'Insectes. De ce fait, le peuplement parasitaire de ce petit Rongeur présente en proportions égales l'Heligmosome *M. petteri* (P = 23) et le Spiruride *P. muricola* (P = 23). Le spectre parasitaire qui ne comporte que 9 espèces endoparasites, traduit un domaine vital plus restreint que celui de l'*Hybomys*. La présence de l'Oxyure *S. nigeriana* indique la fréquentation d'un nid terrestre. La présence d'*I. madagascariensis* et la prévalence élevée des Heligmosomes *Metheligmonea* et *Heligmonina* reflètent son activité arboricole.

D — Rongeurs «exclus» de la communauté parasitaire

L'isolement écologique et éthologique du *Lophuromys sikapusi* et du *Prionomys batesi* par rapport aux autres Rongeurs Myomorphes africains constitue une barrière aux Parasites potentiels. Cet isolement entraîne l'élimination de la communauté parasitaire dominante et son remplacement au niveau du tractus digestif par une Helminthofaune d'espèces satellites, ou d'espèces transuges tout à fait originales (Tableau I).

● Le *Lophuromys sikapusi* est un animal terrestre fouisseur s'attaquant aux gros Arthropodes tels que des jules et à des vers de terre, au comportement agressif vis-à-vis des autres Rongeurs, «dévorant le malheureux congénère qui n'a pas fui à temps son territoire» (GENEST-VILLARD, 1980). Ce comportement territorial agressif semble déterminant pour comprendre l'isolement parasitaire du *Lophuromys*, car malgré son régime insectivore (46,5 à 60 % de son contenu stomacal comporte des coléoptères, des grillons et des fourmis), le *Lophuromys* n'est jamais parasité par le Nématode

hétéroxe *P. muricola*, et les autres espèces parasites dominantes et satellites, des autres Rongeurs myomorphes, sont absentes ou négligeables. La structure histologique de l'estomac du *Lophuromys* où les glandes digestives sont rassemblées dans un diverticule unique est différente de celle des autres Muridés (GENEST-VILLARD, 1968). La sécrétion de ces glandes libérée dans l'estomac par un canal unique pourrait constituer également une barrière physiologique au parasitisme.

Échappant à la communauté parasitaire des Rongeurs myomorphes le *Lophuromys* est colonisé par de nouveaux parasites opportunistes transgénéralistes. Ce sont : *Parastrongyloides chrysocloris* transfuge de la taupe dorée et *Pterygodermatites desportesii*. Initialement décrit chez le *Lophuromys* à Brazzaville (CHABAUD et ROUSSELOT, 1956), ce nématode Rictulaire est observé en Centrafrique avec une prévalence élevée (22). L'étude comparée de ses structures céphaliques et cuticulaires (QUENTIN, 1969) montre que cette espèce est morphologiquement proche de *P. boveri* (Blanchard, 1886) parasite de Chéiroptères et de *P. zaledi* Quentin, 1978 parasite de Mascrochélides.

— *Anomotaenia heimi*. Ce Cestode a été observé pour la première fois en Centrafrique puis retrouvé chez le *Lophuromys* en Côte d'Ivoire par HUNKELER (1974) pour qui l'espèce serait une « capture » de Cestodes d'Oiseaux, le genre *Anomotaenia* ne parasitant que cette classe de Vertébrés.

— *Schneideriella chabaudi* appartient à la famille des Nématodes Schneideriellidae dont le spectre d'Hôtes ne comprend que des Xenarthres américains et des Oiseaux (INGLIS et CHABAUD, 1960).

— *Hymenolepis petteri* a été récolté à la fois en Centrafrique et en Côte d'Ivoire. Cette espèce à crochets très nombreux et diversement réduits est totalement isolée dans le genre *Hymenolepis*.

— *Brachylaemus eburneensis* BAER, 1971. Découvert par BAER (1971) chez *Hybomys trivirgatus*, *Malacomys longipes edwardsii*, *Graphiurus hueti*, en Côte d'Ivoire, ce Trématode a également été identifié par cet auteur chez *Lophuromys sikapusi* en Centrafrique. A l'exception de ce Trématode, le peuplement parasitaire du *Lophuromys* apparaît tout à fait original et semble constituer en majeure partie d'espèces parasites transgénéralistes d'Oiseaux et d'Insectivores.

● Le *Prionomys batesi* échappe aussi totalement aux espèces parasites dominantes et n'est parasité que par 3 espèces satellites. Cette quasi exclusion s'explique par l'extrême spécialisation de son régime alimentaire. Les observations de GENEST-VILLARD (1980), de F. PETTER (1986) et de J. LEVIEUX (com. pers.) révèlent qu'il s'agit d'un « Rongeur de petite taille, nocturne, qui se nourrit très haut dans les arbres où il monte à grande vitesse à peine sorti de son terrier ». « En captivité *P. batesi* se précipite sur tous les petits insectes qu'on lui présente et surtout sur les fourmis », « *Macromischoides aculeatus* Mayr, fourni écopile, qui fait des nids en carton sous les feuilles et *Tetramorium* sp. mélangé à des femelles de l'espèce précédente assurent une longue survie à *P. batesi* qui les consomme en très grande quantité ». Aucune autre sorte d'aliment ne le maintient en vie.

Sur le plan parasitaire, l'activité arboricole de ce Rongeur est corrélée avec une forte prévalence en Heligmosomes (B: 42,8).

On note également la présence du Cestode *Raillietina tra-*

pezoides dont le cycle, comparé à ceux connus d'autres *Raillietina* pourrait aussi se développer chez des fourmis.

La prévalence élevée ($P = 71,2$) du minuscule Cestode *Catenotaenia* *S. pauciprolitidis* que le *Prionomys* héberge en commun avec le *Stochomys* serait due à la présence d'Acariens tyroglyphes au niveau des abris situés à terre que le *Prionomys* et le *Stochomys* fréquentent au repos en dehors de leur activité arboricole.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, W. & WANSON, M., 1954. — Parasitisme par Schistosomes et Trichostrongles chez les Rongeurs sauvages du Congo. Description de *Molinue congolensis* sp. nov. *Inst. Sc. Nat. Belgique*, 1, 333 : 1-11.
- BAER, J.G., 1925. — Sur quelques Cestodes du Congo Belge. *Rev. Suisse Zool.*, 32 : 239-251.
- BAER, J.C., 1956. — The taxonomic position of *Taenia madagascariensis* Davaine, 1870, a Tapeworm parasite of Man and Rodents. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 50 : 152-156.
- BASTCH, A.J.G., 1886. — Naturgeschichte der Bandwurmgattung ueberhaupt und ihre Arten insbeson dere... : 298 p. Halle.
- BAYLIS, H.D., 1928. — On a collection of nematodes from Nigerian Mammals (Chiefly Rodents). *Parasit.*, 20 : 230-304.
- BERNARD, J., 1963. — Étude sur la faune parasitaire de Tunisie. I. Nématodes parasites des Muridés. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 40 : 5-64.
- CHABAUD, A.G. & ROUSSELOT R., 1956. — Deux nouveaux Rictulaires (Nématode Thelazidae) d'Afrique équatoriale. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 31 : 255-265.
- DAVAINE, C., 1860. — *Traité des Entozoaires et des maladies vermineuses de l'Homme et des animaux domestiques*, Paris : 838 p.
- DE MURO, P., 1933. — *Molinue vogeliani* spec. nov., nuovo nematode nell'intestino del *Perodicticus potto* (Prosimi). *Ann. Med. Nav. Colon*, 39 : 316-323.
- DURETTE-DESSET, M.C., 1964. — Étude de cinq espèces parasites de Rongeurs de La Maboké. *Cah. La Maboké*, 3 : 39-78.
- DURETTE-DESSET, M.C., 1966. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Heligmosomes. II. Étude de cinq *Longistriata*, parasites de Rongeurs africains. *Cah. La Maboké*, 4 : 119-140.
- DURETTE-DESSET, M.C., 1970. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes heligmosomes. IV. Cinq nouvelles espèces, parasites de Rongeurs africains. *Cahiers de La Maboké*, 8 : 125-137.
- DURETTE-DESSET, M.C., 1985. — Trichostrongyloid Nematodes and their Vertebrate hosts : Reconstitution of the Phylogeny of a Parasitic group. *Advances Parasit.*, 24 : 239-306.
- DURETTE-DESSET, M.C. & CHABAUD, A.G., 1981. — Sur les Molinieae parasites de Mammifères. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 56 : 489-502.
- EUZET, L. & COMBES, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. In : Les problèmes de l'espèce dans le règne animal 3 *Mem. n°40, Soc. Zool. France* : 239-285.
- FELIU, C., TORRES, J., GOSALBEZ, J., VENTURA, J. & GRACENA, M., 1987. — Influencias de algunos factores ecológicos sobre las helmintofaunas de *Arvicola* spp. (Rodentia: Arvicolidae) en el nordeste ibérico. *Mamíferos y Helminthos Keires Editorial Barcelona* : 183-193.
- GEDOELST, L., 1916. — Notes sur la faune parasitaire du Congo Belge. *Rev. Zool. afr.*, 5 : 1-90.
- GENEST-VILLARD, H., 1968. — L'estomac de *Lophuromys sikapusi* (Temminck) (Rongeurs, Muridés). *Mammalia*, 32 : 639-656.

- GENEST-VILLARD, H., 1972. — Contribution à l'écologie et l'éthologie d'un petit rongeur arboricole *Thomomys rutilans*, en république centrafricaine. *Mammalia*, 36 : 543-578.
- GENEST-VILLARD, H., 1977. — Les conditions du radio-tracking de petits rongeurs myomorphes en forêt équatoriale. *Mammalia*, 41 : 523-528.
- GENEST-VILLARD, H., 1978. — Radio-tracking of a small rodent, *Hymys univittatus* in an African equatorial forest. *Bull. Carneg. Mus. Nat. Hist.*, 6 : 92-96.
- GENEST-VILLARD, H., 1980. — Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (région de M'Baiki, République Centrafricaine). *Mammalia*, 44 : 423-484.
- GOETZ, J.G.H., 1782. — Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidwürmer Tierischer Körper. *Blankenberg*, 12 : 472 p.
- HOLMES, J.C., 1986. — The structure of Helminth Communities. In: *Parasitology Quo Vadit?* HOWELL M.J. (Ed.). Proceedings of the Sixth International Congress of Parasitology. Australian Academy of Sciences : 203-208.
- HUGO, J.P., 1988. — Les Nématodes Syphacinae (parasites de Rongeurs et de Lagomorphes). Taxonomie, Zoogéographie. Évolution. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 141 : 1-148.
- HUNKELER, P., 1974. — Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte d'Ivoire et de Haute-Volta. Thèse de Doctorat des Sciences, Université de Neuchâtel. *Rev. Suisse Zool.*, 80 : 809-930.
- INGLIS, N.G., 1950. — Further observations on the comparative anatomy of the head in the Nematode family Subuluridae: with the description of a new species. *Proc. Zool. Soc. London*, 130 : 125-136.
- INGLIS, W.G. & CHABAUD, A.G., 1960. — Sur la position systématique des Schneidernematinae (Nematoda). *Ann. Parasit. hum. comp.*, 35 : 428-429.
- JANICKI, C., 1904. — Zur kenntnis einiger Säugthiercestoden. *Zeitsch. f. Wissensch. Zool.* : 770-782.
- JOYEUX, Ch. & BAER, J.G., 1927. — Étude de quelques Cestodes provenant des colonies françaises d'Afrique et de Madagascar. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 5 : 27-36.
- JOYEUX, C. & BAER, J.G., 1936. — Faune de France : 30 Cestodes. *Paris Lechevalier* : 613 p.
- JOYEUX, Ch. & BAER, J.G., 1945. — Morphologie, évolution et position systématique de *Catenotaenia pusilla* (Goetze, 1782). *Rev. Suisse Zool.*, 52 : 13-51.
- LYNSDALE, S.A., 1953. — On a remarkable new Cestode, *Meggina baeri* gen. et sp. nov. (Anoplocephalinae) from Rodents in southern Rhodesia. *J. Helm.*, 27 : 129-142.
- MAHON, J., 1954. — Tapeworms from the Belgian Congo. *Ann. Mus. Roy. Congo Belge. C. Zool.*, ser. 5 : 137-264.
- MEGGITT, F.J. & SUBRAMANIAN, K., 1927. — The tapeworms of Rodents of the subfamily Murinae, with special reference to those occurring in Rangoon. *J. Burma Res. Soc.*, 17 : 190-237.
- NITZSCH, C.L., 1821. — *Ascaris*. Allg. Encycl. d. *Wissensch. u. Künste* (Ersch and Gruber), Leipzig, 6 : 44-49.
- ORTLEPP, R.J., 1938. — South African Helminths. Part. II, Some Mammalian and Avian Cestodes. *Onderst. J. Veter. Sc. Animal Ind.*, 11 : 23-50.
- ORTLEPP, R.J., 1962. — On Two new *Catenotaenia* tapeworms from a south african Rat with remarks on the species of the genus. *Onderst. J. Vet. Res.*, 29 : 11-19.
- PEARSE, A.S., 1930. — The ecology of the internal parasites of Nigerian Rodents and Insectivores. *Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 45 : 221-238.
- PETTER, F., 1986. — Rongeur paradoxal. MODIDENDI. Une Souris pas comme les autres. *L'Univers du Vivant*, 15 : 99-103.
- PETTER, F. & PUJOL, R., 1963. — Noms vernaculaires Lissongo des Mammifères de la région de La Maboké. *Cahiers de La Maboké*, 1 : 119-122.
- PRICE, P.W., 1986. — Evolution in parasite communities. In: *Parasitology Quo Vadit?* HOWELL M.J. (Ed.). Proceedings of the Sixth International Congress of Parasitology. Australian Academy of Sciences : 209-214.
- PROKOPIC, S., 1981. — Coleoptera as intermediate hosts of helminths. *Studia CSAV*, 2 : 96 p.
- QUENTIN, J.C., 1964. — Cestodes de Rongeurs de République Centrafricaine. *Cahiers de La Maboké*, 2 : 117-140.
- QUENTIN, J.C., 1965. — *Skrjabinoetia pauciproglottis* n. sp. Cestode nouveau parasite de Rongeurs de République Centre africaine. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér. 37 : 357-362.
- QUENTIN, J.C., 1965. — Sur la présence de Nématodes Trichostrongylidae du genre *Molnux* chez des Rongeurs et chez un lémurien de la Station expérimentale de La Maboké (R.C.A.). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér. 37 : 539-547.
- QUENTIN, J.C., 1965 (1966). — Spirurides de Rongeurs de la Station expérimentale de La Maboké. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér. 37 : 690-700.
- QUENTIN, J.C., 1965 (1966). — *Schneideria chabaudi* n. sp. et *Subulura williaminghi* n. sp. Deux nouvelles espèces de Nématodes parasites de Mundaes africains. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 37 : 854-860.
- QUENTIN, J.C., 1966. — Oxyures de Muridae africains. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 41 : 443-452.
- QUENTIN, J.C., 1966. — Trichuroidea de Rongeurs de République centrafricaine. *Cahiers de La Maboké*, 4 : 141-150.
- QUENTIN, J.C., 1969. — Cycle biologique de *Gongylonema dupuyi* Quentin, 1965. Nématode Spiruridae. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 44 : 59-68.
- QUENTIN, J.C., 1969. — *Parastrongyloides chrysocloris* n. sp. Anguillule parasite d'un Insectivore et d'un Rongeur d'Afrique équatoriale. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 44 : 157-164.
- QUENTIN, J.C., 1969. — Cycle biologique de *Subulura williaminghi* Quentin, 1965. Ontogénèse des structures céphaliques. Valeur phylogénétique de ce caractère dans la classification des Nématodes Subuluridae. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 44 : 451-484.
- QUENTIN, J.C., 1969. — Cycle biologique de *Protospirura muricola* Gedeelst, 1916 (Nematoda Spiruridae). *Ann. Parasit. hum. comp.*, 44 : 485-504.
- QUENTIN, J.C., 1971. — Cestodes *Skrjabinoetia* de Rongeurs Muridés et Dendromuridés de Centrafrique. Hypothèse sur l'évolution des Cestodes Catenotaeniaceae. *Cahiers de la Maboké*, 9 : 57-79.
- QUENTIN, J.C., 1975. — Essai de classification des Oxyures Heteroxyenematidae. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.* (A), 94 : 51-96.
- QUENTIN, J.C., 1978. — *Pterygodermatides* (*Neopaucapectines*) *zaidi* n. sp., nouveau Nématode Rictulaire parasite du Macroscélide en Tunisie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3e sér., 510, Zool. 351 : 37-41.
- QUENTIN, J.C. & KRISHNASAMY, M., 1975. — Spéciations des Oxyures parasites de Rongeurs Petauristins en Malaisie. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.* (A), 94 : 1-50.
- ROMAN, F., 1951. — Étude écologique et morphologique sur les Acanthocephales et les Nématodes parasites des Rats de la région lyonnaise. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. A, 2 : 49-268.
- RUDOLPHI, C.A., 1819. — Entozoorum Synopsis cui accedunt manissa duplex et indices locupletissimi. *Berolin*, X + 811 p.
- SCHNEIDER, A., 1866. — *Monographie der Nematoden*. Berlin, VIII + 357 p.
- SETTI, E., 1982. — Elminti dell'Entrea e delle regioni Limtrage. *Bull. museo zool. Genova*, 4.

- SPASSKY, A A , 1951. — Essentials of Cestodology. 1. Anoplocephalata Tapeworms of domestic and Wild animals. *Acad. Sc. USSR* : 783 p.
- STILES, C W , 1907. — The zoological characters of the round worms genus *Filaria* Mueller, 1787, with a list of the thread worms reported for man. *Bull. 34, Hyg. Lab., U.S. Health and Mar. Hosp. Serv.* : 31-51.
- VASSILIADES, S.G. & RICHARD, J., 1969. — *Paraconicum hylomusci* n. gen. n. sp (Trematoda, Dicrocoelidae) parasite de *Hylamiscus stella* Peters (Muridae). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér. 41 : 1261-1265.
- WERTHEIM, G. Ph. D., 1954. — A new anoplocephalid Cestode from the Gerbil. *Parasit* , 44 : 446-449.

RÉSUMÉS DE THÈSES

Didier JULIEN-LAFERRIÈRE*. — Utilisation de l'espace et des ressources alimentaires chez *Caluromys philander* (Marsupialia, Didelphidae) en Guyane française. Comparaison avec *Potos flavus* (Eutheria, Procyonidae). Thèse de doctorat de l'Université Paris XIII, soutenue le 18 septembre 1989. JURY : P. JAISSON, C. BAUDOUIN, J. DORST, F. BOURLIÈRE, A. BROSSET, P. CHARLES-DOMINIQUE. Dactylographié, 185 pp.

Les modalités d'utilisation de l'espace et des ressources alimentaires ont été étudiées chez *Caluromys philander* (Marsupialia, Didelphidae) en forêt primaire de Guyane française, par comparaison avec *Potos flavus* (Eutheria, Procyonidae). Ces deux mammifères sont nocturnes, arboricoles, solitaires et essentiellement frugivores-nectarivores.

Les observations se sont déroulées sur 24 mois répartis sur trois cycles annuels (janvier 1984 - février 1987). Outre l'observation directe des deux espèces, 13 *C. philander* adultes (7 ♂♂ et 6 ♀♀) ont été suivis par radio-tracking, dont trois successivement à deux saisons différentes. L'activité de *C. philander* a été quantifiée *in situ* par un système d'enregistrement automatique, couplé à l'utilisation d'émetteurs à double rythme. Parallèlement, la phénologie de la floraison et de la fructification a été déterminée par la récolte périodique de fleurs et fruits tombés au sol et par la mesure de la production d'arbres exploités par les deux espèces animales.

Chez *C. philander*, la surface moyenne du domaine vital est de l'ordre de 3 ha. Il recouvre indifféremment les formations forestières de bas-fond et sur colline. Près de la moitié de la surface totale du domaine est couverte quotidiennement. Les limites du domaine vital sont instables au cours du temps, et dépendent essentiellement de la localisation des arbres en fleurs ou en fruits exploités et des gîtes occupés. Les gîtes sont nombreux et ne sont pas utilisés plus de quelques jours d'affilée.

L'utilisation temporelle du domaine vital est très hétérogène chez *C. philander*. En moyenne, 20 % de la surface est occupée pendant 60 % du temps d'observation. Les parcelles les plus occupées ne sont pas distribuées selon un modèle préalable ; leur localisation dépend étroitement de la présence d'arbres exploités. L'utilisation du domaine vital est plus homogène en période de raréfaction en fruits, en relation avec la distribution des ressources alimentaires.

Les déplacements sont répartis le plus souvent de façon homogène, sans utilisation d'itinéraires préférentiels. La distance moyenne parcourue par nuit s'élève à un peu plus de 600 m. Les déplacements sont plus importants chez les mâles que chez les femelles, probablement en liaison avec le com-

portement sexuel. Le niveau d'activité est typiquement constant sur l'ensemble de la période d'activité. Il existe là encore une grande variabilité entre individus, et d'une nuit à l'autre pour le même individu. L'activité est inversement corrélée à l'éclairement nocturne dû à la lune, ce qui correspond sans doute à un comportement antiprédateur.

Le mode d'utilisation de l'espace et l'organisation de l'activité de *C. philander* sont discutés en fonction de l'organisation sociale de l'espèce, des variations des disponibilités trophiques du milieu et du stade reproducteur des femelles. L'influence possible de ces facteurs est discutée à partir de comparaisons établies avec la même espèce dans un milieu différent (forêt secondaire), et avec d'autres mammifères frugivores de forêt tropicale. L'organisation spatiale des domaines vitaux et le comportement opportuniste d'utilisation de l'espace chez cette espèce sont expliqués en grande partie par l'absence de territorialisme. Deux stratégies opposées sont mises en évidence en réponse à une diminution saisonnière des ressources alimentaires ou une augmentation des besoins nutritifs liés à la croissance des jeunes chez les femelles : alors que certaines espèces réduisent leur activité et donc minimisent leurs dépenses énergétiques, *C. philander* augmente ses déplacements et la longueur de sa période d'activité pour accéder à des sources alimentaires plus nombreuses. Ces variations observées chez *C. philander* sont peu prononcées en forêt primaire, où les disponibilités alimentaires sont plus constantes qu'en forêt secondaire.

Les tailles moyennes des domaines vitaux et des aires exploitées quotidiennement sont plus élevées en forêt primaire ; cette différence est expliquée par une répartition spatiale plus hétérogène des sources de nourriture (arbres en fleurs et en fruits) dans ce type de milieu, comparé à la forêt secondaire. Inversement, à la différence de ce que l'on observe en forêt primaire, les surfaces des domaines vitaux journaliers varient au cours de l'année en forêt secondaire, en relation avec des fluctuations saisonnières plus marquées à la fois dans les densités de population de *C. philander* et dans les disponibilités trophiques du milieu.

Les relevés phénologiques ont permis de distinguer une période d'abondance en fruits de décembre à mai (trois premiers quarts de la saison des pluies) et une période de moindre production fruitière pendant le reste de l'année. Un pic de production de nectars en fin de saison sèche (octobre - novembre) favorise une meilleure répartition des ressources au cours du cycle annuel.

Le régime alimentaire de *C. philander* et *P. flavus* a été déterminé essentiellement par observation directe. Ces deux mammifères sont des frugivores-nectarivores généralistes et opportunistes : ils exploitent un nombre élevé d'espèces végétales, appartenant à des taxons variés, et sélectionnées directement en fonction de leur abondance. Les variations saisonnières du régime alimentaire sont liées aux disponibilités trophiques du milieu.

* Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY - France.

Les spectres des espèces végétales exploitées par les deux mammifères se recouvrent largement. Ceux-ci se nourrissent des mêmes types de fruits — capsules, baies ou drupes —, qui se caractérisent par une faible valeur nutritive et une accessibilité directe à la partie consommée. En rapport avec sa taille plus grande, permettant l'ingestion de graines plus grosses, *P. flavus* dissémine plus de la moitié des espèces en fruits qu'il exploite, contre moins du tiers pour *C. philander*.

Pour une même espèce végétale, *P. flavus* a tendance à visiter les arbres les plus productifs, alors que *C. philander* visite également les arbres à faible production. *C. philander* visite jusqu'à quatre arbres par nuit. Les durées des visites d'arbres sont hautement variables chez cette espèce ; elles sont en moyenne plus brèves chez *P. flavus*.

Les stratégies alimentaires des deux espèces étudiées sont comparées par référence à la théorie de l'«optimal foraging». *P. flavus*, en liaison avec des besoins nutritifs plus importants, apparaît plus sélectif que *C. philander*, à la fois par rapport aux variations saisonnières du régime alimentaire et par rapport à la production des arbres exploités. *C. philander* a un comportement alimentaire de type «trapping» ; *P. flavus* a un comportement se rapprochant plus du type spécialiste, avec des sources de nourriture moins nombreuses mais plus riches et des déplacements moins directs de l'une à l'autre.

Les potentialités des deux espèces pour la dissémination des graines sont discutées en fonction de leur taille, leur mode d'utilisation de l'espace, leur comportement alimentaire, leur type de digestion. Des comparaisons sont de nouveau établies pour les deux mammifères entre le site d'étude et un milieu de forêt secondaire, ainsi qu'avec d'autres espèces de vertébrés frugivores de forêt tropicale : oiseaux, chauves-souris, mammifères non volants.

Le rythme d'activité continu, avec des temps de repos brefs, la variabilité des itinéraires, les gîtes nombreux et occupés pendant de courtes périodes, ainsi que la longue durée du transit digestif jouent en faveur d'une bonne efficacité de la dissémination par *C. philander*, à l'inverse d'un grand nombre de graines présentes par fèces et rejetées en paquets. Chez *P. flavus*, des itinéraires plus répétitifs, un faible niveau d'activité et une courte durée du transit digestif peuvent diminuer l'efficacité de la dispersion, qui peut être compensée par des déplacements rapides, par des visites d'arbres de courte durée et par un petit nombre de graines présentes par fèces, qui sont éparpillées au sol. Dans le cas des espèces disséminées, une très faible partie des graines est gaspillée par *C. philander* comme par *P. flavus*. Alors que la proportion d'espèces en fruits disséminées ne varie pas sensiblement entre les deux milieux pour *C. philander*, *P. flavus* dissémine la totalité des espèces qu'il exploite en forêt secondaire, en relation avec la taille moyenne des graines plus faible dans ce type de forêt.

MOTS-CLÉS : Didelphidae, Procyonidae, Utilisation de l'espace, Régime alimentaire, Frugivorie, Dissémination, Forêt tropicale, Guyane française.

Kadarwan SOEWARDI. — Caractérisation des populations de *Thymallus thymallus* L. (Poissons, Salmonidés) et de *Rutilus rutilus* L. (Poissons, cyprinidés) dans le réseau fluvial du Rhône. Approche par l'étude du polymorphisme enzymatique. Thèse présentée devant l'Université Claude Bernard - Lyon I pour l'obtention du diplôme de doctorat. Soutenue le 21 septembre 1988. JURY : R. BILLARD, M. BOULETTEAU, Y. BOUVET, R. GUYOMARD, L. LAUZANNE, E. PATTEE, S. SASTRAKUSUMAH.

Une étude de la distribution des populations d'Ombre commun (*Thymallus thymallus* L.) et de Gardon (*Rutilus rutilus* L.), dans un réseau fluvial, en relation avec l'influence des repeuplements, a été réalisée.

Une approche par l'étude du polymorphisme enzymatique permet de mettre en évidence l'existence de la variabilité génétique intra et interpopulation de ces deux espèces. Dans l'ensemble, nous pouvons remarquer que le degré de variabilité génétique des populations d'Ombre commun, influencé par des repeuplements, est plus élevé que chez le Gardon relativement peu affecté par les repeuplements.

Les populations d'Ombre commun sont caractérisées par la grande variabilité génétique interpopulation et la faible variabilité génétique intrapopulation. D'après la répartition allélique, nous remarquons que les populations d'Ombre commun dans le bassin du Rhône pourraient être contaminées par des souches de repeuplement. Parmi les quatre souches de repeuplement que nous avons étudiées (Auge-rolles, Bavière, Autriche et Finlande), celle de Bavière semble exercer la plus forte influence sur ce phénomène de contamination. La souche de Finlande est la souche la plus différente, caractérisée par la présence d'un certain nombre d'individus possédant le génotype Ldh(0/0). Parmi les populations naturelles étudiées, la population de la Loire se distingue des autres et aucune indication de contamination génétique par les souches de repeuplement ou d'autres populations n'apparaît. Cette population est caractérisée par la présence des allèles Cpk-1(87) et Ldh-3(118) qui lui sont propres.

Contrairement à celles de l'Ombre, les populations de Gardon sont caractérisées par la faiblesse de la variabilité génétique interpopulation et la grande variabilité génétique intrapopulation. Malgré sa faiblesse, le degré de variabilité génétique permet de mettre en évidence une tendance à l'existence de trois groupes de populations de Gardon : Rhône, Lône des Pêcheurs et lac Léman. Cependant, aucun allèle caractéristique n'est présent dans ces populations. Parmi ces trois groupes, la population de la Lône des Pêcheurs montre la variabilité génétique intrapopulation la plus élevée.

La comparaison des résultats obtenus sur ces deux espèces ne permet pas, pour l'instant, de conclure sur le rôle de fragmentation de l'habitat du bassin du Rhône dans la réalisation d'un isolement reproducteur. Par contre, les activités de repeuplement peuvent être considérées comme un facteur explicatif du processus de différenciation entre populations de ce bassin.

PERSAT H., 1988. — De la biologie des populations de l'ombré commun *Thymallus thymallus* (L. 1758) à la dynamique des communautés dans un hydrosystème fluvial aménagé, le Haut-Rhône français. Éléments pour un changement d'échelles. Thèse d'État, Univ. Lyon I, 223 p. + figures et annexes. Soutenue le 19 décembre 1988. JURY : P. BANARESCU, R. BARBAULT, D. DEBOUZIE, C. LEVEQUE, E. PATTEE, A.L. ROUX, M. THIBAUT.

L'approche de la biologie et la dynamique des populations de poissons dans les grands cours d'eau pose de nombreux problèmes théoriques et techniques.

Dans un premier temps, les méthodes classiques ont pu être adaptées à l'étude, en grandes rivières rapides, de l'Ombré commun (*Thymallus thymallus* L. 1758) car l'espèce présente des caractéristiques biologiques favorables : habitat accessible à la pêche électrique, individus plutôt sédentaires, frayères bien localisées, marquage individuel naturel... L'analyse biométrique et biochimique de différentes souches révèle une différenciation populationnelle inter et intrabassins assez marquée. Les éléments recueillis servent de base à une réflexion sur le statut écologique et évolutif de l'espèce.

L'extension des recherches à l'échelle de l'ichtyocénose du Haut-Rhône a nécessité une nouvelle stratégie fondée sur l'échantillonnage des structures spatio-temporelles du milieu et de sa faune. La nature de l'information récoltée a imposé la définition d'un cadre informatique approprié, et a soulevé des problèmes statistiques nécessitant des solutions particulières.

Le fleuve a été suivi avec cette méthode durant huit ans. Les résultats sont stables et cohérents. Les milieux et peuplements sont homogènes à l'échelle du Haut-Rhône. La principale structure faunistique correspond à une ségrégation des poissons selon leur taille en fonction de l'habitat (profondeur et vitesse du courant). Avant l'aménagement récent, la faune était déjà perturbée : déficit en juvéniles dû à un endiguement ancien, au marnage et aux vidanges des barrages de l'amont. Sa composante adulte dépendait des nurseries des annexes et tributaires où elle allait pondre. Depuis l'aménagement, l'axe fluvial présente au contraire un déficit en moyennes et grandes classes de taille. Sa faune est dominée par des juvéniles qui dévalent de l'amont et des sections court-circuitées où les structures démographiques sont désormais plus équilibrées. Des trois populations examinées en détail, gardon *Rutilus rutilus*, hotu *Chondrostoma toxostoma* et ombre, aucune ne semble encore stabilisée, plusieurs années après l'aménagement.

Les implications de ces travaux sont discutées en fonction des contraintes évolutives propres aux poissons d'eau douce.

MOTS-CLÉS : Hydrosystème fluvial, Echantillonnage ponctuel d'abondance, Analyse de données, Habitats, Communautés piscicoles, Dynamique des populations, *Thymallus*, Aménagements hydroélectriques.

Philippe VERVIER. — Hydrologie et dynamique des peuplements aquatiques souterrains : comparaison de deux systèmes karstiques des gorges de l'Ardèche. Thèse présentée devant l'Université Claude Bernard, Lyon I pour l'obtention du diplôme de doctorat. Soutenue le 12 juillet 1988. JURY : H. DECAMPS, J. GIBERT, R. GINET, J. P. METTETAL, J. MUDRY, A. L. ROUX.

Le plateau calcaire des Gorges de l'Ardèche abrite de nombreux systèmes karstiques dont la résurgence de Fous-soubie et l'exsurgence de l'Aiguille étudiées d'octobre 1984 à mai 1986.

L'étude hydrologique montre que les écoulements dans le système de Fous-soubie sont, en période de régime influencé par les précipitations, alimentés par un mélange d'eaux très minéralisées formé du ruisseau épigé situé en amont du système souterrain et des réserves du karst. En étiage, les écoulements sont assurés uniquement par les eaux du système qui sont moins minéralisées, mais ont un rapport bicarbonates/-calcium plus élevé que celui des eaux du ruisseau épigé.

A l'Aiguille, les eaux sont moins minéralisées durant l'étiage que pendant la période des hautes-eaux. Pourtant, ces deux familles d'eaux ont la même origine, le système n'étant pas alimenté par la perte d'une nvière.

L'étude hydrobiologique est basée sur l'échantillonnage par filtration des eaux des exutoires et par l'emploi de substrats artificiels, méthode peu utilisée en milieu aquatique karstique souterrain. Les maximum d'organismes et de taxons sont obtenus par les substrats artificiels immergés pendant un mois au cours des périodes de hautes-eaux. La colonisation de certains taxons se fait en fonction des conditions mésologiques des microhabitats (zones lente ou rapide).

Les crues structurent le peuplement aquatique du système souterrain de Fous-soubie notamment en transmettant l'influence saisonnière du milieu épigé par l'intermédiaire des larves d'Insectes provenant du ruisseau situé en amont du système.

A l'exutoire de l'Aiguille, le peuplement souterrain est dominé par l'importante présence des Gastéropodes hypogés. La composante épigée du peuplement est modifiée au cours des saisons par les Gammare et les larves de Diptères du ruisseau crée par la source.

L'analyse des échanges entre les milieux aquatiques souterrain et superficiel peut être faite au niveau des écotones qui découlent des contacts entre d'une part le ruisseau de La Planche et le système de Fous-soubie et d'autre part le système de l'Aiguille et la source de l'Aiguille. Ces écotones sont situés dans l'espace et dans le temps par des descripteurs abiotiques et biotiques. Pour le système de Fous-soubie, ce sont les rapports bicarbonates/calcium et larves d'Insectes épigés/N. viridis. Pour le système de l'Aiguille, ce sont les concentrations en bicarbonates et les pourcentages d'organismes hypogés.

L'échelle spatiale de perception de ces écotones diffère pour les deux espèces. Pour le système de Fous-soubie, l'écotone s'étend, sous l'influence de la dynamique du ruisseau épigé, très nettement à l'intérieur du karst. Pour l'Aiguille, la dynamique des eaux étant moins forte, ce sont les micro-fluctuations de l'écotone qui sont étudiées à proximité du griffon.

C'est aussi la dynamique des eaux qui contrôle la perméabilité des écotones vis-à-vis des flux qui s'échangent les deux systèmes adjacents.

ANALYSES D'OUVRAGES

N. WILDING, N.M. COLLINS, P.M. HAMMOND, J.F. WEBER. — *Insect-Fungus interactions*. Un volume relié XVI + 344 pages, paru en 1989. Academic Press éditeur, Londres. Prix : 33 livres, ISBN : 0-12-751800-2.

Les études relatives aux divers types de relations qui s'établissent entre les insectes et les champignons se sont multipliées depuis une dizaine d'années. Ce volume correspond à des communications qui ont été présentées à un symposium organisé en commun par la Royal entomological Society of London et la British mycological Society. Les sujets traités sont les suivants.

J.F. LAWRENCE : *Mycophagy in the Coleoptera. Feeding strategies and morphological adaptations*. Les Coléoptères forment avec les Diptères l'essentiel des insectes mangeurs de champignons. Ce premier article décrit les stratégies alimentaires et les structures morphologiques des pièces buccales des larves de Coléoptères mangeurs de champignons, d'après les données de la littérature et des données originales.

I. HANSKI : *Fungivory : Fungi, insect and ecology*. L'article analyse les aspects écologiques de la fungivorie, essentiellement chez les Diptères, le choix des champignons consommés, la structure des biocénoses et leur évolution, la dynamique des populations de Diptères mangeurs de champignons.

Quatre articles traitent des relations de type mutualiste entre les insectes et les champignons. Ce sont :

— R.G. WOOD et J.R. THOMAS : *The mutualistic association between Macrotermite and Termitomyces* ;

— J.M. CHERRETT, R.J. POWELL, D.J. STRADLING : *The mutualism between leaf cutting ants and their fungus* ;

— R.A. BEAVER : *Insect-fungus relationships in the bark and ambrosia beetles* ;

— A.A. BERRYMAN : *Adaptative pathways in Scolytid-fungus associations*.

Deux articles sont consacrés aux insectes vecteurs de champignons pathogènes :

— J.W. WEBBER, J.N. GIBBS : *Insect dissemination of fungal pathogens of trees* ;

— D.R. REDFERN : *The roles of the bark beetle *Ips cembrae* and the wood-wasp *Urocerus gigas* and associated fungi in dieback and death of larches*.

Deux articles sont consacrés aux champignons entomopathogènes. Enfin un appendice est constitué par la liste systématique des insectes mycophages, au niveau de la famille ou du genre, avec l'indication des espèces consommées et de la partie du champignon utilisée.

Ce livre présente ainsi une vue synthétique à peu près complète des divers aspects des relations insectes-champignons. Il permet également de prendre connaissance de tout ce qui reste à faire dans ce domaine.

R. DAJOZ

Paul WESTLITH. — *Die Wildbienen Baden Württemberg*. Deux volumes reliés. Tome I : Allgemeiner Teil ; Tome II : Spezieller Teil ; 972 pages et 496 photos en couleurs, 396 cartes de répartition. Eugen Ulmer éditeur, Stuttgart, 1989. Prix : 88 DM. ISBN : 3-8001-3307-5.

Ces deux volumes sont consacrés aux « Abeilles » c'est-à-dire aux Hyménoptères de la superfamille des Apoidea qui comprend les sept familles suivantes : Colletidae, Halictidae, Andrenidae, Melittidae, Megachilidae, Anthophoridae et Apidae. Pour l'ensemble de l'Allemagne fédérale la faune des Apoidea est estimée à 508 espèces dont 429 sont connues de la région de Bade Württemberg. Le premier tome (pages 1-431) est consacré à des généralités. L'auteur présente tout d'abord les différents milieux fréquentés par les Apoidea, qu'ils soient naturels ou anthropisés. Puis viennent des données très complètes sur la biologie et tout particulièrement sur la nidification, sur la vie solitaire ou sociale. Un autre chapitre est consacré aux commensaux, prédateurs et parasites. Les relations des Apoidea avec les fleurs, qui jouent un rôle important dans la vie de ces insectes, sont également traitées en détail. Le dernier chapitre de ce premier tome est consacré à la protection des espèces avec en particulier une « liste rouge » (beaucoup d'espèces semblent menacées). Le deuxième tome (pages 432-972) commence par des données morphologiques sommaires indispensables et des généralités sur la classification. Puis tous les genres et dans chaque genre toutes les espèces (la présentation est faite par ordre alphabétique) font l'objet d'une étude monographique dans laquelle sont traitées la répartition géographique générale et locale avec une carte des stations établie selon le modèle de la « cartographie des Invertébrés européens » ; une description des biotopes fréquentés et du nid ; une liste des fleurs recherchées ; des données sur les ennemis, sur la phénologie et sur la situation actuelle (espèce abondante, menacée). Une copieuse bibliographie de 52 pages et un index terminent l'ouvrage.

Outre la documentation très complète sur la biologie, la biogéographie et la systématique des Apoidea, cet ouvrage est caractérisé par une illustration photographique en couleurs remarquable par sa qualité et son abondance. Presque toutes les espèces sont représentées (ce qui permet une détermination aisée) et la partie générale renferme de très nombreux documents de nature biologique (construction du nid, technique de butinage, ennemis, biotopes fréquents, etc.). Cet ouvrage a été édité dans le cadre d'un programme de protection des espèces avec le concours du Naturschutzfonds de

Bade Wurtemberg et il est préfacé par le ministre de l'environnement de la région. Ceci explique sans doute son prix modique malgré une présentation luxueuse. Il s'agit d'une source de documentation unique sur un groupe d'insectes très intéressant par sa biologie.

R. DAJOZ

O. HUTZINGER (Editeur). — *Air Pollution*. The handbook of environmental chemistry, volume II, part B. Un volume relié XI + 261 pages, paru en 1989. Springer éditeur, Berlin, Heidelberg, New York. Prix : 198 DM. ISBN : 3-540-50915-1.

Ce volume est consacré à l'étude de quelques types de polluants atmosphériques, essentiellement sous leur aspect chimique. Cinq sujets y sont traités en détail. Le premier est consacré aux peroxyacetylnitrates (ou PANS). Après une brève introduction qui traite de leur découverte à Los Angeles dans les années 1950, les processus de formation de ces composés et leurs propriétés chimiques sont décrits, et leur importance en tant que composés toxiques est examinée, en particulier en ce qui concerne leur action sur la faune et la flore et leur rôle dans l'atmosphère des villes. Le deuxième sujet est consacré aux composés peu volatiles. On réunit sous ce nom des produits très divers qui peuvent trouver leur origine dans des combustions incomplètes (par exemple le benzopyrène), dans l'industrie chimique (comme le DDT) dans des processus biochimiques normaux (tels que divers terpènes) ou bien encore dans des réactions photochimiques (de type smog). Les processus de formation de ces composés et les dangers qu'ils présentent sont exposés. Le troisième sujet est consacré à la pollution généralisée d'origine industrielle qui s'étend à toute la masse d'air des régions arctiques et qui est connue sous le nom de «arctic haze». Ce terme a été créé en 1950 pour désigner les zones sombres qui obscurcissaient le ciel généralement bleu de l'Alaska. Il s'agit d'un mélange de fines particules comprenant des sulfates et de l'acide sulfurique, des poussières de carbone et de métaux lourds mêlés à divers gaz. Le quatrième sujet est consacré aux dégâts causés par la pollution atmosphérique à divers matériaux, en particulier par les pluies acides. Enfin une dernière partie expose quelles sont les mesures qui, si elles sont appliquées, permettront de réduire la pollution atmosphérique.

R. DAJOZ

D. BINKLEY, C.T. DRISCOLL, H.L. ALLEN, P. SCHÖNEBERGER, D. McAVOY. — *Acidic deposition and forest soils. Context and case studies in the southeastern United States*. Ecological Studies n°72. Un volume relié VIII + 149 pages, paru en 1989. Springer éditeur, New-York et Berlin. Prix : 98 DM. ISBN : 3-540-96889-X.

Les conséquences des pluies acides représentent une question qui préoccupe beaucoup des spécialistes de l'environnement. Ce volume résume les recherches faites dans le sud-est des États-Unis. Les auteurs commencent par exposer les mécanismes en jeu lorsque les pluies acides (acide nitrique ou acide sulfurique) atteignent une région. Ils montrent que le déclin de certaines forêts des États-Unis peut s'expliquer au moins en partie par ce phénomène. Si le rôle de l'aluminium qui se trouve mis en solution dans le sol apparaît encore mal connu (bien que ce métal soit toxique au moins pour certaines espèces sensibles) il est évident que les forêts du sud-est des États-Unis sont affectées par les retombées de composés du soufre et de l'azote. On peut estimer que dans les cin-

quante années à venir de 10 à 30 pour cent des sols forestiers subiront des modifications majeures. Il apparaît que des aménagements forestiers convenables pourront peut-être limiter les effets nocifs des pluies acides.

R. DAJOZ

D.C. ADRIANO, M. HAVAS (éditeurs). — *Acidic precipitations. Volume 1 : Case studies*. Un volume relié XIV + 310 pages, paru en 1989. Pringer éditeur, Berlin et New York. Prix : 228 DM. ISBN : 3-540-96929-2.

Cette nouvelle collection intitulée «Advances in environmental sciences» commence avec un sujet qui constitue «one of the most controversial», celui des pluies acides. Cinq volumes sont prévus sur ce sujet. Le premier traite de quelques cas particulièrement bien étudiés. Dans le bassin versant «Walter Branch» au Tennessee, les auteurs estiment que le lessivage du potassium, du calcium et du magnésium par les pluies acides au niveau de la voûte forestière a augmenté de 50 pour cent par rapport à la normale ; mais ils ne peuvent évaluer les effets sur la vitalité de la forêt. Le lessivage du sol a augmenté de 50 à 100 pour cent mais les réserves des sols devraient suffire à empêcher une augmentation de l'acidification dans le futur proche. Un bilan des recherches réalisées dans la forêt de Solling en Allemagne constitue le deuxième cas étudié. Ici les pluies acides provoquent une libération d'aluminium et une acidification des sols qui s'est manifestée en quelques années et qui représente un «facteur majeur de déstabilisation de l'écosystème forestier dans de vastes régions». Le troisième cas montre les effets néfastes de la pollution atmosphérique sur les forêts de *Picea rubens* du nord-est des États-Unis, cette pollution jouant un rôle dans leur déclin. Le quatrième cas présente les résultats d'un projet commun européen et américain sur la toxicité de l'aluminium dans les écosystèmes forestiers. La toxicité de l'aluminium libéré se manifeste non seulement sur la végétation mais aussi sur les poissons des rivières où l'élément est entraîné. Le cinquième cas concerne des études de longue durée faites en Norvège. Là encore des études modifications des écosystèmes sont enregistrées avec un «déclin dramatique» des *Salmonides* dû à l'acidification des eaux et à leur teneur en aluminium. L'idée est avancée selon laquelle des cas de démence humaine chez l'homme seraient liés à l'absorption d'aluminium. Le sixième cas étudie les lacs d'altitude des Montagnes Rocheuses. Les données obtenues ne paraissent pas suffisantes pour apporter la preuve de modifications notables, en particulier en ce qui concerne l'abaissement du pH des eaux. Le septième exemple concerne une forêt de chênes aux Pays Bas. La forte acidification du sol est à mettre en relation avec une baisse de l'activité physiologique des arbres. Par contre dans le huitième cas qui traite de forêts en Ecosse il ne semble pas y avoir d'augmentation de l'acidité des sols.

Dans l'ensemble, si l'on fait abstraction de quelques cas, les effets néfastes des pluies acides sur les écosystèmes sont confirmés.

R. DAJOZ

F. NIGEL HEPPER (éditeur). — *Plant hunting for Kew*. Un volume 27×22 cm, 232 pages, illustrations en couleurs, paru en 1989. Her Majesty's Stationery Office éditeur, Londres. Prix : 17,95 livres. ISBN : 0-11-250038-2.

Les célèbres Jardins Botaniques de Kew sont bien connus pour leur richesse. Ils le doivent à de nombreux botanistes explorateurs et récolteurs qui ont sillonné le monde entier. Une vingtaine de chapitres permettent de raconter les expéditions réalisées par ces botanistes enthousiastes à la recherche de plantes nouvelles. Cela commence au XVIII^{ème} siècle et XIX^{ème} siècle avec des expéditions dans des régions quasi inconnues telles que l'Australie ou les montagnes d'Asie et se prolonge jusqu'à nos jours avec des expéditions spécialisées par exemple dans la recherche des fougères, des champignons, de nouvelles légumineuses ou de plantes utilisables en horticulture. Ce livre se lit comme un roman d'aventures. L'illustration est superbe aussi bien pour les photos de paysages que pour les photos de plantes. Les derniers chapitres montrent que la botanique n'est pas une science morte, mais au contraire qu'elle est encore bien vivante et utile.

R. DAJOZ

ANNUAL REVIEW OF PHYTOPATHOLOGY. — Volume 27. Un volume relié 541 pages, paru en 1989. Annual éditeur, Palo Alto, Californie. Prix 40 dollars.

Ce volume renferme 29 articles qui constituent autant de mises au point assez brèves mais complètes, avec une bibliographie étendue. On y trouve en particulier les articles suivants qui sont susceptibles d'intéresser les écologistes :

— B.D.L. FITT, H.A. McCARTNEY, P.J. WALKLATE : the role of rain in dispersal of pathogen inoculum.

— H.R. WALLACE : Environment and plant health : a nematological perception.

— C.L. WILSON, M. WISNIEWSKI : Biological control of postharvest disease.

— B.A. McDONALD, J.M. DERMOTT, S.B. GOODWIN, R.W. ALLARD : The population biology of host pathogen interactions.

— W. REAM : *Agrobacterium tumefaciens* and inter-kingdom genetic exchange.

— R.S. HUSSEY : Disease induced secretions of plant parasitic Nematodes.

— A.S. HEAGLE : Ozone and crop yield.

— S.A. TOLIN, A.K. VIDAVER : Guidelines and regulations for research with genetically modified organisms : a view from academe.

— F. NIENHAUS, J.D. CASTELLO : Viruses in forest trees.

— S.L. CARSON, M.J. CARSON : breeding for resistance in forest trees : a quantitative genetic approach.

R. DAJOZ

G. RAYNAL, J. GONDRAIN, J. BOURNOVILLE, M. COURTILLON. — *Ennemis et maladies des prairies*. Un volume 249 pages, 11 figures, 26 tableaux et 214 photos en couleurs, paru en 1989. Editions de l'Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. Prix : 280 francs. ISBN : 2-7380-0099-1.

Les prairies couvrent d'importantes surfaces dans le monde. Elles sont constituées par diverses Graminées et par quelques Légumineuses (luzerne, trèfles). L'ouvrage comprend deux parties. La première est consacrée aux maladies des plantes prairiales. Après un chapitre introductif général, les diverses maladies des Graminées et des Légumineuses sont passées en revue ; les agents responsables sont des Bactéries, des Virus et des Champignons. Des données biologiques générales sont fournies sur chacun de ces groupes puis à chaque espèce responsable d'une maladie, correspond une monographie dans laquelle l'agent pathogène est décrit ainsi que sa biologie et les caractères permettant de reconnaître la maladie, enfin les moyens de lutte. La deuxième partie est consacrée aux ravageurs et parasites animaux des plantes prairiales. Après une introduction générale sont présentés quelques ravageurs de toutes les espèces (rongeurs, limaces, Criquets) puis les ennemis spécifiques. Ceux-ci sont des Insectes et des Nématodes essentiellement. Des renseignements sont fournis sur leur biologie, sur les dégâts et les méthodes de lutte. La troisième partie traite des plantes parasitiques (Cuscutes et Orobanches) et la quatrième partie décrit les divers troubles de la nutrition des plantes prairiales, dus en général à des carences. Voici un ouvrage qui intéressera aussi bien l'agronome que le naturaliste curieux. Des données modernes sont apportées et étayées par une illustration abondante qui pourra servir également à beaucoup d'enseignants. Une bibliographie complémentaire est établie par chapitres.

R. DAJOZ

Uwe AENDT, Willfried NOBEL, Birgit SCHWEIGER. — *Bioindikation. Möglichkeiten, Grenzen und neue Erkenntnisse*. Un volume 388 pages, 102 tableaux, 139 figures et 36 photos en couleurs, paru en 1987. Eugen Ulmer éditeur, Stuttgart. Prix : 68 DM. ISBN : 3-8001-3079-3.

Ce livre est consacré à l'étude des « bioindicateurs » et à l'emploi que l'on peut en faire pour détecter certaines caractéristiques des milieux modifiés, en particulier par les polluants. Le sous-titre précise que sont également examinés les possibilités et les limites de l'emploi des bioindicateurs. C'est une revue fort complète des techniques d'emploi des bioindicateurs et des résultats que l'on peut en tirer pour l'analyse des milieux et des organismes les plus divers, tant terrestres qu'aquatiques. Des photos en couleurs montrent l'aspect de divers organismes végétaux qui sont soumis à diverses sources de pollution. Cet ouvrage fort complet servira certainement de référence pour des études ultérieures.

R. DAJOZ

Kevin C. SPENCER (éditeur). — **Chemical mediation of coevolution.** Un volume XV + 609 pages, paru en 1989. Academic Press éditeur, Londres et New York. Prix : 25 dollars. ISBN : 0-12-656856-1.

Les ouvrages qui traitent des divers aspects de la coévolution en fonction des relations de nature chimique qui s'installent entre l'animal phytophage et sa plante nourricière sont déjà nombreux. Mais celui-ci semble particulièrement intéressant. Il s'agit d'un travail collectif de plus d'une vingtaine d'auteurs. Le but général est défini : «the purpose of this book is to explore the degree to which chemicals are the currency of information exchange in coevolved systems and to reexamine present concepts of coevolution through interpretation of chemical parameters». Bien que la majorité des chapitres soit consacrée aux relations insectes végétaux, reflétant en cela la majorité des travaux sur la coévolution, un chapitre important est consacré aux adaptations que les Mammifères ont développés vis-à-vis des substances défensives des végétaux, et les différences qu'ils présentent par rapport aux insectes. Un autre chapitre intéressant est consacré au «mimétisme chimique». Voici les titres de quelques chapitres pour montrer la diversité des sujets traités :

Genetics of pairwise and multispecies plant-herbivore coevolution. Forces preventing coevolution in the three trophic level system : willow, a gall-forming herbivore and a parasitoid. Searching for defensive chemistry in the Cruciferae, or do glucosinolates always control interactions of Cruciferae with their potential herbivore and symbionts ? No !. Chemical mediation of host coevolution in the *Passiflora-Heliconius* interaction. The induced defensive hypothesis : does it apply to the population dynamics of insects. Exaptation as an alternative to coevolution in the cardenolide-based chemical defense of Monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.) against avian predators.

Ce livre qui analyse les processus de la coévolution en fonction de la biochimie des organismes, et qui présente de façon claire et souvent critique des concepts qui paraissent parfois définitivement établis, mérite de figurer dans la bibliothèque de tout biologiste intéressé par l'étude des relations animaux-végétaux et de leurs conséquences.

R. DAJOZ

Roger N. HUGUES. — **A functional biology of clonal animals.** Un volume XII + 331 pages, paru en 1989. Chapman et Hall éditeur, Londres et New York. Prix : 37,50 livres. ISBN : 0-412-33130-6.

Cet ouvrage est paru dans la collection «Functional biology series». Il traite de la biologie fonctionnelle des organismes clonaux, c'est-à-dire ceux dont la reproduction ne se fait pas selon la voie sexuée normale mais soit selon la multiplication asexuée soit par parthénogénèse. Ces organismes se rencontrent dans des groupes très divers. Ce sont surtout des Invertébrés mais aussi des Vertébrés (poissons comme ceux de la famille des Poeciliidae, Amphibiens, Reptiles). Les caractéristiques biologiques de ces organismes, qui possèdent la particularité d'être génétiquement identiques entre eux, sont analysées en détail.

R. DAJOZ

F. WULFF, J.G. FIELD, K.H. MANN (éditeurs). — **Network analysis in marine ecology. Methods and applications.** Un volume relié 284 pages, paru en 1989. Springer éditeur, Berlin, Heidelberg et New York. Prix : 88 DM. ISBN : 3-540-51603-4.

Ce volume a fait partie de la collection «coastal and estuarine studies». Il traite de l'emploi de la technique dite «network analysis», relativement récente en écologie, dans l'étude du milieu marin et en particulier dans l'étude des flux d'énergie et du fonctionnement de certains écosystèmes. Après une partie générale qui expose la théorie et les méthodes, viennent une série de cas concrets. Parmi les cas intéressants on peut citer la comparaison entre la baie de Chesapeake sur la côte Atlantique des Etats-Unis et la mer Baltique. Cette comparaison conduit à ce que les auteurs appellent une véritable «anatomie comparée» des écosystèmes. Il est possible pour ceux qui sont intéressés d'obtenir une disquette renfermant le logiciel correspondant aux techniques exposées dans ce livre.

R. DAJOZ



TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 20, 1989

CONTENTS OF VOLUME 20, 1989

C. AMIARD-TRIQUET. — Bioaccumulation et nocivité relatives de quelques polluants métalliques à l'égard des espèces marines. <i>Relative harmfulness of some metallic pollutants with regard to the marine environment</i>	109
J. ASTA. — Lichens et colonisation <i>Lichens and colonization</i>	67
O. BAIN, G. PETIT. — Écologie de la transmission des filaires. Analyse expérimentale des rapports parasites-vecteurs <i>Ecology of Filarial transmission. Experimental analysis of the parasite-vector relationships</i>	281
M. BARBERO, P. QUEZEL. — Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies <i>Structures and architectures of forests with sclerophyllous species and prevention of fires</i>	7
J.A. BARRA, S. BELGNAOUI, N. POINSOT-BALAGUER. — Sécheresse, froid, mêmes stratégies. Un exemple type : le Collembole <i>Folsomides angularis</i> <i>Dessiccation, cold-hardiness, same strategies. A typical pattern : the Collembolan Folsomides angularis</i>	65
P. BARTOLI. — Stratégies de rencontre hôtes-parasites en milieu aquatique : l'exemple des Trématodes digénétiques marins <i>Host-parasites meeting strategies in the aquatic medium. The case of the marine digenetic Trematodes</i>	303
L. BIGOT, M. KABAKIBI. — Évolution spatio-temporelle de la composition de la structure de la communauté frondicole des Arthropodes du chêne vert dans le massif des Maures (Var) <i>Spatio-temporal evolution of the composition of canopy populations on green oak in the Maures Mountains (Var, France)</i>	163
P. BINET. — Métabolisme et adaptations des végétaux supérieurs aux contraintes hydriques, thermiques et salines <i>Metabolism and plant adaptations to water, thermic and salt stresses</i>	41
J.L. BOUCHEREAU, J.Ch. JOYEUX, J.A. TOMASINI, J.P. QUIGNARD. — Cycle sexuel, fécondités et condition de <i>Pomatoschistus microps</i> (Kroyer, 1838) (Gobiidés) dans la lagune de Maugio (France) <i>Sexual cycle, fecundities and condition of Pomatoschistus microps (Kroyer 1838) (Gobiidae) in the lagoon of Maugio (France)</i>	193
Ph. DUCHAUFOR. — Pédologie et groupes écologiques. I. Rôle du type d'humus et du pH <i>Pedology and ecological groups. I. Roles of humus type and pH</i>	1
Ph. DUCHAUFOR. — Pédologie et groupes écologiques. II. Rôle des facteurs physiques et nutrition en eau <i>Soil science and ecological groups : influence of the physical properties, aeration and water absorption</i>	99
L. EUZET. — Écologie et parasitisme <i>Ecology and parasitism</i>	277
F. GOUDEY-PERRIERE, P. BROUSSE-GAURY, V. JAHIER, C. PERRIERE, J. FOURNIAT, M.F. ROQUEBERT. — Les populations de champignons microscopiques du chorion des oeufs de <i>Labidura riparia</i> Pallas (Dermaptère, Labiduridae) au cours de la période de soin <i>The population of microscopic fungi on egg chorion in Labidura riparia Pallas (Dermaptère, Labiduridae) during the brood care period</i>	153
D. IMBERT, R. ROLLET. — Phytomasse aérienne et production primaire dans la mangrove du Grand Cul de Sac marin (Guadeloupe, Antilles Françaises) <i>Above ground biomass and primary production in the Grand Cul de Sac marin mangrove (Guadeloupe, French west Indies)</i>	27
Ph. JUVES, J. BRUNHES, C. MIOUZE. — Études structurales et dynamiques sur des écosystèmes de tourbières acides. I. Dynamique des groupements végétaux et hydrologie d'une tourbière de l'étage montagnard du Massif central <i>Studies on structure and dynamics of acid peat-bog ecosystems. I. Dynamics of vegetation and hydrology in a peat-bog in the French Massif central</i>	15
Ph. LEGALL. — Le choix des plantes nourricières et la spécialisation trophique chez les Acridoidea (Orthoptères) <i>The choice of nutrition plants and the trophic specialization of Acridoidea (Orthoptera)</i>	245
M. LEPAGE. — Écologie et adaptations des sociétés de termites en Afrique tropicale aride <i>Ecology and adaptation of termites societies in arid tropical Africa</i>	59
J.P. LUMARET. — Sécheresse et stratégies comportementales chez les Scarabéidés coprophages (Insecta, Coleoptera) <i>Drought and behaviour of coprophagous Scarabaeidae (Insecta : Coleoptera)</i>	51

D. MORAND, J. NIZINSKI, B. SAUGIER. — Adaptation au niveau de disponibilité en azote, en communautés herbacées. Deux exemples : <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. et <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Pres. var. <i>vulgare</i> Koch <i>Adaptability to the nitrogen availability in herbaceous communities. Two examples : Anthoxanthum odoratum L. and Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Pres. var. vulgare Koch</i>	73
J. NIZINSKI, D. MORAND, B. SAUGIER. — Modélisation du bilan de l'eau d'une forêt. Application à une futaie de chênes <i>A simulation of the forest water balance. Application for a mature oak forest</i>	69
G. PAUTOU, J. WUILLOT. — La diversité spatiale des forêts alluviales dans les îles du Haut Rhône français <i>The spatial diversity of floodplains forests found on islands in the French Rhône river</i>	211
B. PESSON, R. CARBIENER. — Écologie de l'échinococcose alvéolaire en Alsace le parasitisme du renard roux (<i>Vulpes vulpes</i> L.) <i>Ecology of human alveolar echinococcosis in Alsace</i>	295
J.C. QUENTIN. — Prévalence des Helminthes de Rongeurs Myomorphes d'Afrique Centrale. Relations entre l'écologie et l'éthologie de ces Rongeurs et leurs peuplements parasitaires <i>Prevalence of Helminths parasites of Myomorph Rodents in Central Africa. Relations between the ecology and the ethology of these Rodents and their Helminth communities</i>	311
J. ROCHE. — Distribution du chevalier guignette (<i>Actitis hypoleucos</i>) et de l'omble commun (<i>Thymallus thymallus</i>) le long des rivières de France et d'Europe <i>Distribution of common sandpiper (Actitis hypoleucos) and grayling (Thymallus thymallus) along French and European watercourses</i>	231
D. ROUGON, C. ROUGON. — Plasticité nidificatrice des Scarabaeoidea au Sahel <i>Nidification of Scarabaeoidea in Sahel</i>	77
P. SCHERRER, F. BLASCO. — Croissance des plantules de <i>Rhizophora mangle</i> dans un substrat tourbeux de mangrove massivement contaminé par du pétrole brut <i>Growth of Rhizophora mangle seedlings in a peaty mangrove soil heavily polluted with crude oil</i>	203
C. TIRARD, A. RAIBAUT. — Quelques aspects de l'écologie de <i>Lernaecera lusci</i> (Basset-Smith, 1896), Copépode parasite de poissons Merluccidae et Gadidae <i>Some ecological aspects of Lernaecera lusci (Basset-Smith, 1896) parasitic copepod of fishes belonging to Merluccidae and Gadidae</i>	289
J.P. VERGER. — Rôles des ions de l'acidité dans la répartition des espèces végétales. Application à quelques espèces de l'étage alpin <i>The role of acidity ions in the distribution of plant species. Application to some species in the alpine zone</i>	237
J.C. WASSON. — Éléments pour une typologie fonctionnelle des eaux courantes. I. Revue critique des quelques approches existantes <i>Main typological approaches for flowing waters. A critical review</i>	109
Résumés de thèses	81, 173, 263, 325
Analyses d'ouvrages — Book reviews	91, 179, 269, 329
Vie de la société - Activities of the Society	185, 271



INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1989)

Le *Bulletin d'Écologie* publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du *Bulletin*, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes), sous leur forme définitive. Ils devront être **entièrement dactylographiés** au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Le résumé en français et le «summary» en anglais, d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
- La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
- Les mots-clés en français et les «key-words» en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être cliqués directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du *Bulletin*, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres

et symboles. Les **dessins originaux** seront fournis (et non les photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968. — Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987. — *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982. — Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. In : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D., (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987. — *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes I : 320 p.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrit qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR LE TOME 20-1989

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E.	80 F	260 F	340 F
AUTRES PAYS	80 F	330 F	410 F
Étudiants et Stagiaires étrangers en France	40 F	130 F	170 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 2,1 %	T.T.C.
FRANCE	480,77 F	10,10 F	490,87 F
Agence et Libraires (remise 10 %)	432,69 F	9,09 F	441,78 F
ÉTRANGER	500,00 F	10,50 F	510,50 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	450,00 F	9,45 F	459,45 F

IMPORTANT : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**.

10 AVR. 1990